



Centre de Coopération
Internationale en Recherche
Agronomique pour le Développement

Rapport de “stage long” / césure

mars-juillet 2003

Le manguier (*Mangifera indica*) ‘Lirfa’ à La Réunion

***Etude de la matière sèche de l’arbre et des
réserves carbonées du système racinaire :
teneurs et répartition***

Gaëlle DAMOUR

Elève ingénieur agronome (2^{ème} année)

Promotion 2000

Stage effectué au sein du **CIRAD-FIhor**, Ile de La Réunion, Station de Bassin Plat
sous la direction de **Frédéric NORMAND**

REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord le CIRAD-Flhor (Magalie Jannoyer) et CIRAD-Amis (Isabelle Mialet-Serra) de m'avoir permis d'effectuer ce stage.

Je tiens à remercier tout particulièrement Frédéric Normand pour son encadrement tout au long de ce stage : ses conseils et sa pédagogie. Merci de ta disponibilité, de ta confiance et de tes encouragements lors de la rédaction de ce rapport ..., toujours dans la bonne humeur ! Merci enfin pour la relecture minutieuse de ce travail.

Je remercie aussi Philippe Cabeu pour son aide sur le terrain ou au laboratoire ; Christophe Jourdan, pour sa discussion sur les résultats des analyses de sucres racinaires.

Je remercie enfin toute l'équipe du Flhor de Bassin Plat, chercheurs, technicien(ne)s et secrétaires, de leur accueil et de leur gentillesse, qui ont contribué à la bonne ambiance durant mon stage.

Je n'oublie pas non plus mes colocataires, autres stagiaires, VAT et thésards qui ont partagé avec moi la découverte de cette magnifique île.

TABLE DES MATIERES

TABLE DES ABREVIATIONS	4
INTRODUCTION	5
I- ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE	7
I-1 Présentation générale du Manguier	7
I-1-1 Origine	7
I-1-2 Systématique	7
I-1-3 Description	7
I-1-4 Exigences agro-climatiques	8
I-2 Le cycle phénologique du Manguier	9
I-2-1 Floraison	9
I-2-2 Fructification	10
I-2-3 Poussées végétatives (flushs)	10
I-2-4 Repos avant floraison	10
I-2-5 Caractéristiques du cycle phénologique de la variété Lirfa à la Réunion	11
I-3 Evolution des réserves carbonées et des sucres circulants au cours du cycle phénologique du Manguier	11
I-3-1 Le carbone dans l'arbre et ses différentes formes	11
I-3-2 Evolution des teneurs en sucres au cours du cycle phénologique du manguier	13
I-3-3 Rôle des sucres dans le cycle phénologique du manguier	13
I-4 Bilan, objectifs de l'étude générale et du stage	14
II- MATERIELS ET METHODES	16
II-1 Parcelle d'essai et matériel végétal	16
II-1-1 Parcelle d'essai	16
II-1-2 Matériel végétal	16
II-1-3 Conduite des plants	16
II-2 Protocole expérimental	17
II-2-1 Stades phénologiques : aspect temporel de l'étude	17
II-2-2 Echantillonnage des compartiments de l'arbre : aspect spatial de l'étude	17
II-3 Traitements statistiques	23
III- MISE EN FORME DES DONNEES : CREATION DE BASES ET DE PROGRAMMES DE TRAITEMENTS	25
III-1 Structuration des données : création de deux bases de données	25
III-2 Estimation des données manquantes ou partielles	26
III-2-1 Teneurs en matière sèche	26
III-2-2 Poids sec des fruits	26
III-2-3 Teneur en sucre moyenne des grosses racines	27
III-3 Premiers programmes de traitement des bases de données	27
IV- ETUDE DE LA TENEUR EN MATIERE SECHE	29
IV-1 Comparaison des deux méthodes de séchage : lyophilisation et étuve	29
IV-1-1 Différences entre méthodes de séchage	29
IV-1-2 Effet de la méthode de séchage et du type d'échantillon	30
IV-1-3 Choix de la valeur à utiliser : teneur en matière sèche après séchage à l'étuve	30

IV-2 Effet du plant sur la teneur en matière sèche pour un même stade phénologique	32
IV-3 Effet du stade phénologique sur la teneur en matière sèche	32
IV-4 Effet du compartiment sur la teneur en matière sèche	33
IV-5 Effet de l'état de l'unité de croissance porteuse (florifère, fructifère ou végétatif) au cours du cycle, sur la teneur en matière sèche	35
V- REPARTITION DE LA BIOMASSE SECHE DANS L'ARBRE	36
V-1 Biomasse végétative : répartition entre compartiments	36
V-1-1 Biomasse végétative totale	36
V-1-2 Biomasse racinaire	36
V-1-3 Biomasse aérienne végétative	36
V-2 Biomasse de fruits	37
V-3 Biomasse de pousses végétatives émises	38
V-3-1 Biomasse de pousses végétatives émises à l'échelle de la sous-charpentièr	38
V-3-2 Biomasse de pousses végétatives émises par type d'unité de croissance porteuse	38
V-3-3 Limites à l'étude de la masse de pousses végétatives émises	39
V-4 Répartition de la biomasse entre sous-charpentières	40
V-4-1 Biomasse végétative	40
V-4-2 Biomasse d'inflorescence	42
V-4-3 Biomasse de fruits	42
V-4-4 Biomasse de nouvelles pousses végétatives	43
VI- CARTOGRAPHIE DES SUCRES A L'ECHELLE RACINAIRE	44
VI-1 Premiers résultats : sucres détectés par la méthode	44
VI-2 Mise en évidence d'un gradient de teneurs en sucres au sein des racines	45
VI-2-1 Gradient de teneurs au sein des grosses racines	45
VI-2-2 Gradient de teneurs entre racines moyennes et racines fines pour un même emplacement d'échantillonnage	46
VI-3 Effet de la racine sur les teneurs en sucres : variabilité radiale autour d'un même arbre	47
VI-3-1 Coefficient de variation des teneurs de chaque sucre entre racines et par arbre	47
VI-3-2 Variabilité des teneurs entre grosses racines	47
VI-3-3 Variabilité radiale des teneurs pour les autres racines (fines et moyennes)	48
VI-4 Effet du plant sur les teneurs en sucres pour un même stade phénologique	48
VI-5 Effet du stade phénologique sur les teneurs en sucres	49
VI-6 Effet du compartiment sur les teneurs en sucres	50
VI-7 Quantité de sucres dans les différents compartiments racinaires	51
VI-7-1 Masses totales et évolution au cours du cycle phénologique	51
VI-7-2 Variabilité entre compartiments	52
CONCLUSION	54
BIBLIOGRAPHIE	57
ANNEXES	60

TABLE DES ABREVIATIONS

ATP	: Action Thématique Programmée
BID	: Bourgeon d'Inflorescence en Débourrement
CA	: Chambre d'Agriculture
CEC	: Capacité d'échange cationique
CHAR	: CHARpentière
CIRAD-FLHOR	: Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement –Département des Fruits, Légumes et productions HORTICOLES
C/N	: rapport Carbone/Azote
DBH	: Diameter at Breast Height
FN3	: Feuille de bois de Niveau 3
FUcn	: Feuille de la dernière Unité de Croissance du cycle précédent
FUcn-1	: Feuille de l'avant-dernière Unité de Croissance du cycle précédent
FUcn+1	: Feuille de la première pousse végétative du cycle actuel
FUcn+2	: Feuille de la deuxième pousse végétative du cycle actuel
IE	: Inflorescence en Elongation
IRFA	: Institut de Recherche sur les Fruits et Agrumes (maintenant CIRAD-FLHOR)
méq	: Milliéquivalent
NI	: bois de Niveau 1
N2	: bois de Niveau 2
N3	: bois de Niveau 3
PDG	: Point De Greffe
PF	: inflorescence en Pleine Floraison
PIV	: Pivots
PRG	: Porte-Greffe
RI	: Rachis d'Inflorescence
RFi	: Racines fines
RMo	: Racines moyennes
RG	: Racines grosses
RG2m	: Racines grosses à 2m du pivot
RGpp	: Racines grosses proche du pivot
SOU	: Souche
Uc	: Unité de Croissance
Ucn	: dernière Unité de Croissance du cycle précédent
Ucn-1	: avant-dernière Unité de Croissance du cycle précédent
Ucn+1	: première pousse végétative du cycle actuel
Ucn+2	: deuxième pousse végétative du cycle actuel

Figure 1 : Répartition de la culture de la mangue dans le monde (Mukherjee, 1997)

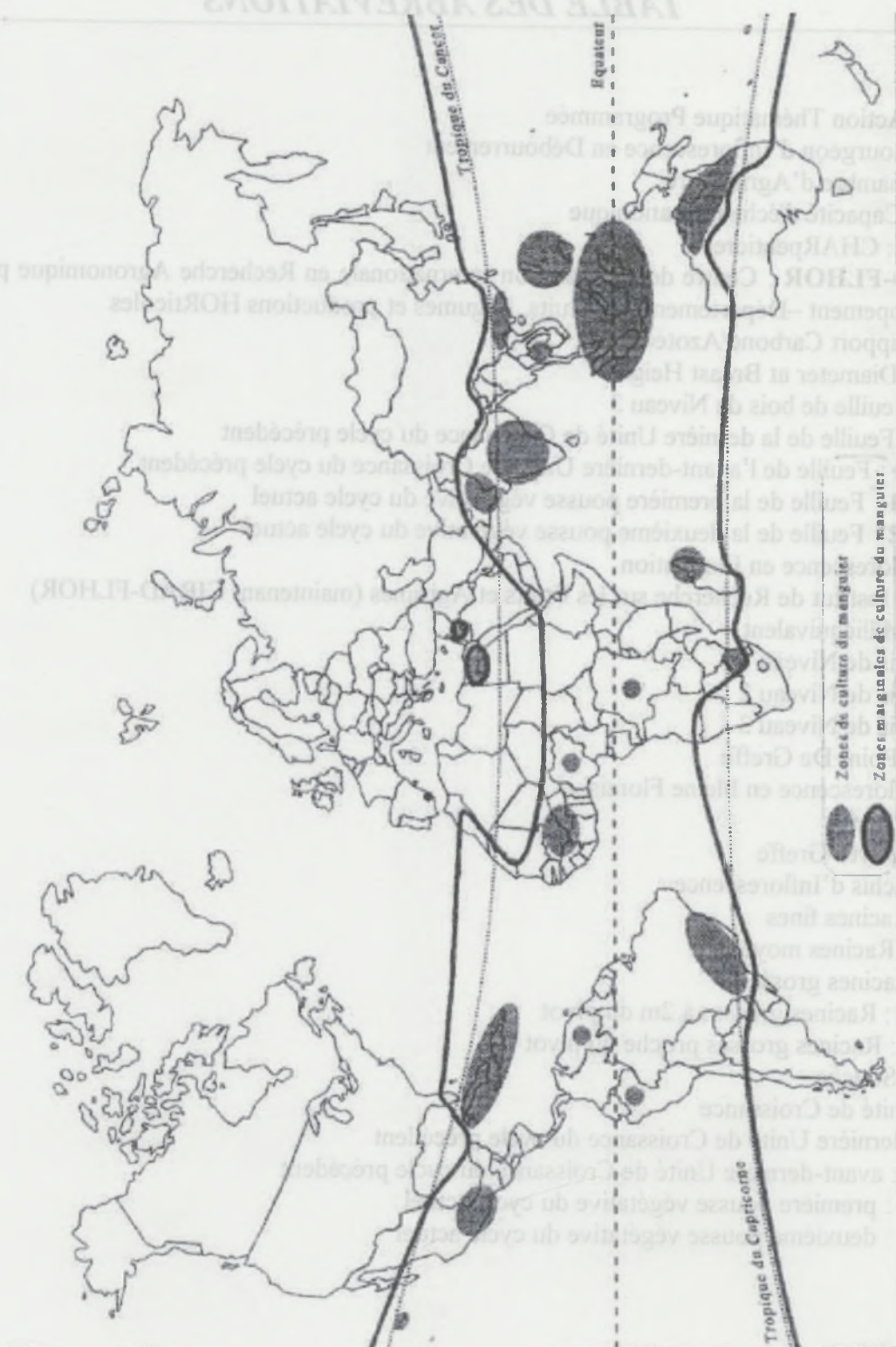


Figure 1 : Répartition de la culture de la mangue dans le monde
(Mukherjee, 1997)

INTRODUCTION

Le manguier est d'une grande importance pour les populations des régions tropicales, à la fois sur le plan culturel (souvent associé aux cérémonies religieuses) et alimentaire. En effet, la mangue est le cinquième fruit produit à l'échelle mondiale. D'origine indo-malaise, le manguier est aujourd'hui présent essentiellement autour de la ceinture inter-tropicale dans une centaine de pays répartis sur les cinq continents. On le retrouve même en Israël et jusqu'au sud de l'Espagne, 35-37°N (figure 1, [Mukherjee, 1997](#)).

La production mondiale est de 23,23 millions de tonnes (FAO-2001). L'Asie en produit à elle seule 70% ([Mathews, 1992](#)), l'Inde étant de loin le premier producteur mondial avec ses dix millions de tonnes (FAO-2001). Le second producteur, la Chine, est loin derrière avec trois millions de tonnes soit plus de trois fois moins! Bien que la consommation locale reste encore très importante, environ un quart de la production mondiale fait actuellement l'objet d'échanges internationaux pour une valeur de plus de 400 millions d'US\$ ([FruitTrop, 2002](#)). On assiste aussi à un développement très important des importations des pays tempérés, notamment de l'Europe (de 30 234 tonnes d'importations extra-UE en 1989 à 119 117 en 2000)

L'arbre fut introduit à la Réunion en 1770 par Deguigne de la Bérangerie. Il a actuellement un intérêt économique non négligeable, étant la troisième espèce fruitière la plus plantée sur l'île, après le litchi et les agrumes. En 2001, les vergers représentaient 350 ha, principalement situés sur la côte ouest, côte « sous le vent » ([CA Reunion, 2002](#)). La production alimente avant tout le marché local : d'une part, les importations ne sont pas autorisées pour des raisons phytosanitaires (Mouche des fruits principalement) et d'autre part les consommateurs sont très attachés à la variété locale José. Celle-ci est la principale plantée sur l'île, mais on constate un développement de la culture du cultivar appelé improprement « Early Gold » (80ha en 1999). L'Institut de Recherche sur les Fruits et Agrumes (IRFA) a importé un cultivar d'origine américaine supposé être Early Gold. Mais les plants montrent des caractéristiques différentes de celles de la variété observée en collection en Australie ou en Afrique du Sud. On a alors décidé de la nommer « Lirfa », en attendant une détermination réelle du cultivar. Néanmoins, les agriculteurs et le grand public parlent toujours d'« Early Gold ». Ce cultivar présente plusieurs intérêts à la Réunion. Tout d'abord, c'est la seule variété répondant aux critères d'export (bonne fermeté, forme et calibre adaptés, coloration rouge-vert-jaune). Ensuite sa précocité permet une récolte avant la période cyclonique qui commence en janvier. Enfin, elle est peu sensible à l'anthracnose et à la bactériose.

A la Réunion, tout comme à l'échelle mondiale, la culture de la mangue rencontre des difficultés : faibles taux de fécondation et charge en fruits, forte chute de fleurs et de fruits, erratisme dans la floraison et la fructification, alternance, comme le souligne en partie [Chacko \(1986\)](#). Ceci limite grandement le rendement. De plus, la physiologie du manguier est toujours peu connue.

Le CIRAD-Flhor (Centre de Coopération Internationale pour la Recherche Agronomique et le Développement-Département des Fruits, Légumes et productions Horticoles) de La Réunion, au sein de ses opérations sur manguier, mène actuellement des études physiologiques et écophysiologiques sur le fonctionnement de l'arbre : déterminisme de la floraison, modèle biochimique complet de photosynthèse, croissance du fruit et élaboration de la qualité de la mangue... C'est en partie dans le but de poursuivre ces études et d'améliorer les connaissances, en particulier sur les relations entre le carbone et la floraison-fructification,

que cette espèce a été intégrée à l'ATP (Action Thématique Programmée) du CIRAD lancée en 2002 : « Les réserves carbonées chez le cocotier, le palmier à huile, l'hévéa et le manguier : origines, dynamiques et conséquences pour la gestion des plantations ». Beaucoup d'études, menées sur espèces tempérées forestières et fruitières ont montré l'impact des réserves carbonées sur la production, le métabolisme, la croissance et la résistance de la plante aux stress. Par contre, peu de travaux se sont attaqués aux espèces tropicales.

L'étude générale faite dans le cadre de l'ATP vise principalement à établir une **cartographie spatiale est temporelle** des réserves carbonées, c'est-à-dire localiser les principaux réservoirs de carbone dans la plante et étudier leur évolution au cours du cycle phénologique.

I- ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

I-1 Présentation générale du Manguier

I-1-1 Origine

Deux premiers foyers de diversifications du manguier à l'état naturel se distinguent : Inde et Asie du Sud-Est. La domestication de l'espèce aurait débuté en Inde il y a 4000 ans (de Candolle, 1883), comme l'attestent des manuscrits indiens.

C'est avec l'arrivée des colons, à partir du XV^{ème} siècle, que l'espèce fut importée. Les portugais l'introduisirent de l'Inde vers l'Afrique puis le Brésil. De leur côté, les espagnols l'importèrent d'Asie du Sud-Est vers l'Amérique centrale et latine (Panama, Mexique), par l'Océan Pacifique (Mukerjee, 1997).

I-1-2 Systématique

Le manguier appartient à la famille des Anacardiaceae, ordre des Sapindales. La famille comporte 73 genres (Bompard et Schnell, 1997) et environ 800 espèces dont plusieurs sont utilisées pour leurs fruits comestibles (pistachier, anacarde...) ou leur richesse en térébenthine. Le manguier cultivé, *Mangifera indica* (de son origine indienne), appartient au genre *Mangifera*.

Les nombreux cultivars actuels sont dissociés en deux groupes :

- les variétés monoembryonnées, d'origine subtropicale (zones fraîches et sèches de l'Inde). Elles se reconnaissent à leurs fruits d'une couleur vert-jaune. Leur caractéristique principale est une intolérance à l'humidité et une sensibilité à l'anthracnose.

Ces cultivars, dont le seul embryon est zygotique, permettent de faire aisément des croisements.

C'est à ce groupe qu'appartient la variété Lirfa.

- les variétés polyembryonnées, d'origine tropicale (zones chaudes et humides d'Asie du Sud-Est comme les Philippines). Leurs fruits se colorent en rouge. Elles se caractérisent par une tolérance à une forte humidité et par leur résistance à l'anthracnose.

Le passage à la polyembryonie aurait permis à l'arbre de survivre dans des régions aux conditions plus difficiles que leur site d'origine. En effet, en général, un seul embryon est zygotique, les autres sont nucellaires, assurant une duplication identique de l'individu.

Elles sont souvent utilisées comme porte-greffe.

I-1-3 Description

I-1-3-1 Appareil végétatif

➤ Partie aérienne

Arbre à feuilles persistantes, le manguier a un port plus ou moins étalé et mesure de 10 à 45 mètres de haut (Verheij, 1991). L'une de ses caractéristiques est une croissance rythmique, par pousses successives (flushs), de façon plus ou moins homogène à l'échelle de l'arbre

suivant les cultivars. Ces pousses végétatives apparaissent à partir des bourgeons apicaux ou axillaires de la dernière unité de croissance. Si celle-ci a porté des fruits, les flushs apparaîtront à partir de bourgeons axillaires.

Les feuilles vertes foncées, souvent en feuillage dense, sont étroites, lancéolées à elliptiques. Leur nervation est longitudinale. Elles mesurent de 8 à 40 cm de long pour 2 à 10 cm de large (Verheij, 1991). Le renouvellement des feuilles est progressif, sans importantes chutes de feuilles. Les jeunes feuilles ont par ailleurs une couleur plus claire, vert pâle ou jaune rouge (présence d'anthocyanes) selon les cultivars.

➤ Partie racinaire

Le système racinaire se caractérise par la présence de pivots et d'un système fasciculé. Les racines pivotantes sont de forme conique, à orientation verticale. Elles permettent un enracinement profond et elles peuvent atteindre, si la texture du sol le permet, 6 m de profondeur. Le système fasciculé, quant à lui, permet l'exploration horizontale du sol.

I-1-3-2 Appareil reproducteur

Il est constitué de panicules indéterminées qui se développent à partir de bourgeons apicaux, plus rarement à partir de bourgeons axillaires. Une panicule de manguier, peut être constituée de 1000 à 6000 fleurs (Davenport et Nuñez-Elisea, 1997) à la fois mâles et hermaphrodites (1 à 30%). Les fleurs sont nectarifères et sont pollinisées par des mouches, des thrips et des abeilles.

I-1-3-3 Notion d'erratisme et d'alternance

Scaronne (1969) définit l'erratisme comme l'existence très courante, sur les arbres en Afrique Tropicale, de croissances rythmiques réparties au cours de l'année selon les rameaux, les individus d'une même espèce ou les différentes espèces. Le manguier présente un erratisme à l'échelle de l'arbre très prononcé : la croissance végétative et reproductive d'un arbre est hétérogène tant spatialement que temporellement.

On observe aussi de fortes irrégularités dans la production du manguier. Une forte récolte (année «on») est suivie d'une année peu voire pas productive (année «off»). C'est ce qui est qualifié d'alternance. Elle est dépendante du cultivar et peut être corrigée par des techniques culturales adaptées (la taille par exemple). Même lorsque la variété n'est pas classée comme alternante, des variations interannuelles de rendement se rencontrent (Chacko, 1986). On soupçonne aussi que l'alternance ne se rencontrerait pas forcément qu'à l'échelle de l'arbre entier mais également à l'échelle du rameau.

I-1-4 Exigences agro-climatiques

La culture du manguier ne nécessite pas de conditions pédoclimatiques particulières, comme l'atteste sa large répartition géographique. Quelques facteurs définissent néanmoins la zone tropicale non gélive et présentant une alternance nette de saison sèche et humide, comme la zone au climat le plus favorable à sa culture :

- températures : pour une croissance végétative optimale, elles se situent entre 25°C et 30°C, mais le manguier peut tolérer sans conséquences néfastes jusqu'à 48°C. De plus, des températures inférieures à 15°C pendant la floraison peuvent entraîner des problèmes de fécondation.

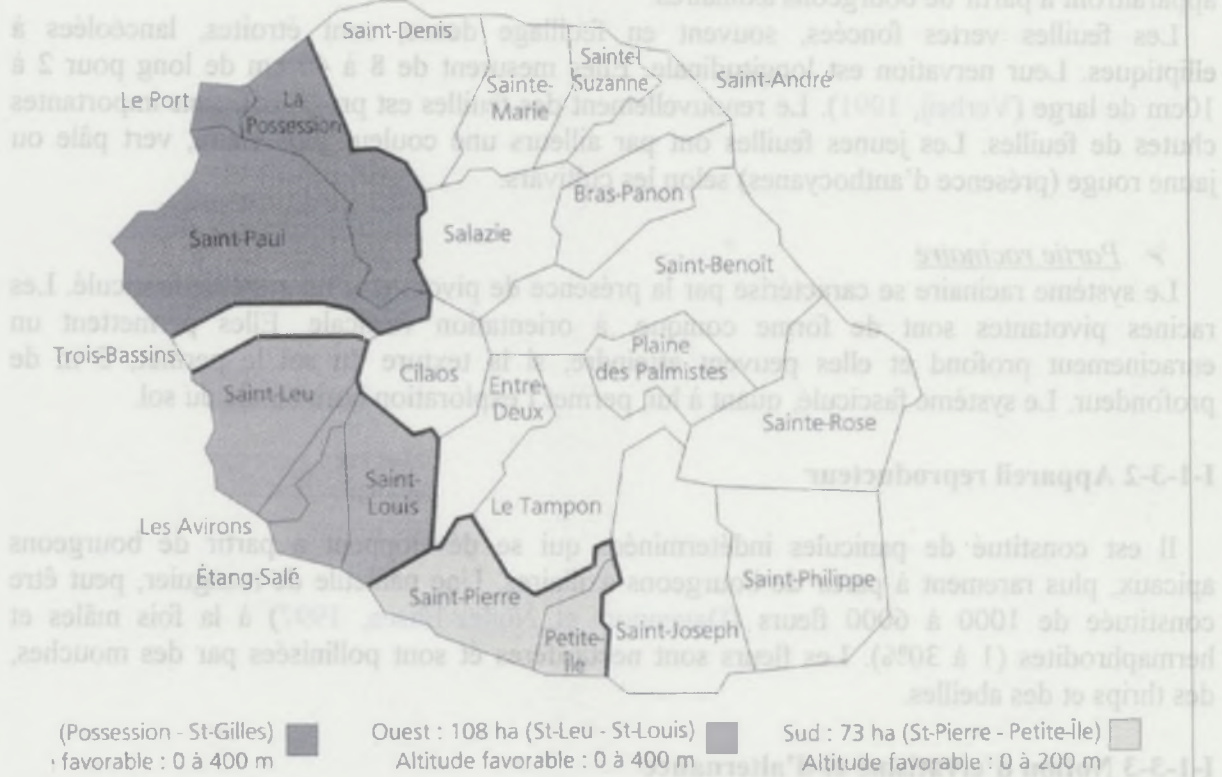


Figure I-1 : Répartition de la culture de la mangue à la Réunion
(Chambre d'Agriculture de la Réunion, 2002).

Les productions de cours ne sont pas prises en compte.

I-1-4 Exigences agro-climatiques

La culture du mangier ne nécessite pas de conditions pédoclimatiques particulières, comme l'atteste sa large répartition géographique. Quelques facteurs définissent néanmoins la zone tropicale non gelée et présentent une alternance nette de saison sèche et humide, comme la zone au climat le plus favorable à sa culture :

- températures : pour une croissance végétative optimale, elles se situent entre 25°C et 30°C, mais le mangier peut tolérer sans conséquences néfastes jusqu'à 48°C. De plus, des températures inférieures à 12°C pendant la floraison peuvent entraîner des problèmes de fécondation

- hygrométrie : c'est rarement un facteur limitant la culture du manguier, considéré comme résistant à la sécheresse. L'arbre pousse dans une grande variété de régimes hydriques (de 750 à 2500mm par an) (Verheij, 1991). Cependant, les inondations entraînent une forte baisse de rendement et au-delà de 1500mm par an, les problèmes phytosanitaires deviennent trop importants pour la plupart des variétés commerciales (CA Reunion, 2002). Une période sèche de deux à trois mois permet l'entrée en dormance et favorise l'induction florale, comme il sera vu plus loin
- caractéristiques du sol : l'arbre pousse dans une grande variété de sols (à condition d'être bien drainés) de pH entre 5,5 et 7,5 (Verheij, 1991).

Ceci explique que son implantation à la Réunion ait été possible. En effet, l'île est soumise à deux saisons : l'hiver austral, saison fraîche et sèche de mai à octobre et l'été austral, chaud et humide, de novembre à avril. La culture est principalement implantée sur la côte ouest, plus sèche car protégée des vents humides venant du Sud-est par ses massifs volcaniques, et dans des zones où l'altitude n'excède pas 400m pour rester dans des gammes de températures et pluviométrie convenables (figure I-1 CA Reunion, 2002).

I-2 Le cycle phénologique du Manguier

De nombreux auteurs s'accordent à dire que le cycle du manguier est très dépendant de la situation géographique, des facteurs environnementaux, de l'âge de l'arbre, du cultivar... (en particulier Chacko, 1986).

Néanmoins, en climat tropical et subtropical, le cycle est annuel avec quatre phases bien distinctes :

- floraison (en hiver en climat subtropical)
- fructification : de la formation des fruits jusqu'à leur récolte (en début d'été en climat subtropical)
- croissance végétative
- repos avant floraison

I-2-1 Floraison

Des bourgeons à bois peuvent se transformer en bourgeons à fleurs sous certaines conditions climatiques particulières qui seront discutées plus loin. C'est la différenciation florale. Deux ou trois pousses florifères peuvent se succéder, d'intensité différente et sur des branches différentes. Ce phénomène est plus ou moins marqué selon les années et les variétés. Il peut s'atténuer si un stress hydrique intervient avant la différenciation florale et si les panicules se développent sans problèmes d'ordre physiologique ou phytosanitaire. Une destruction massive des panicules peut en effet entraîner en quelques jours l'apparition d'une nouvelle floraison.

Une régulation de la croissance des pousses florifères a été mise en évidence par Bower et al. (1990). Elle serait due à la fois à une balance entre promoteur et inhibiteur de croissance venant des racines et des pousses (qui initieraient la croissance) et au statut carboné de l'arbre (qui déterminerait l'ampleur de cette croissance).

La pollinisation et la fertilisation sont par ailleurs très faibles (Chacko, 1986), ce qui est en partie à l'origine du faible rendement du manguier.

I-2-2 Fructification

Le développement du fruit peut prendre de quatre à cinq mois. Plusieurs problèmes sont rencontrés, conduisant à un faible rendement (Chacko, 1986), en particulier la formation d'un faible nombre de fruits et de fortes chutes de fruits à la fois dans les premiers stades de développement et jusqu'à la moitié de la taille finale.

Ici aussi, Bower et al. (1990) ont mis en évidence une régulation de la charge en fruit par une balance entre promoteur et inhibiteur de croissance et par le statut carboné de l'arbre.

Wagle (1928) donne quelques chiffres illustrant les problèmes précédemment cités pouvant conduire à un faible rendement, sur le cultivar Kensington Pride. Sur l'ensemble des fleurs hermaphrodites qui tombent avant maturité des fruits (estimé à 99%) :

- 38,4% le font avant fertilisation
- 56,4% après leur fécondation
- 3,6% au début de la formation des fruits
- 1,6% avant le stade de récolte point jaune.

I-2-3 Poussées végétatives (flushs)

La croissance végétative du manguier est rythmique et des périodes de dormance et de pousse (de trois à quatre semaines) se succèdent.

Le nombre de poussées végétatives est très dépendant de l'hygrométrie.

Par ailleurs, Whiley et al. (1989), ont montré un effet direct de la température sur la croissance végétative, en particulier sur les quantités de matière sèche et de jeunes pousses produites. L'initiation des jeunes feuilles est alors corrélée positivement à la température, ainsi que l'allocation de matière sèche aux feuilles et tiges. Avec des températures basses, cette allocation se fait en faveur des racines. Le zéro végétatif a été déterminé à 15°C (sur dix cultivars (Whiley et al. 1989).

Par ailleurs, l'activité végétative est très variable d'une année sur l'autre et semble en interaction forte avec le développement reproducteur.

- Scholefield et al. (1986) ont montré un effet des poussées végétatives sur la floraison puis sur la fructification du cycle suivant. Un plus grand nombre de vieilles pousses (donc celles ne venant pas des dernières poussées) que de jeunes fleurissent (variété Kensington Pride).
- Parallèlement, une relation positive a été montrée entre le comportement fructifère de l'arbre une année donnée et la croissance végétative qui s'ensuit (Chacko ; 1986, Pandey, 1998). Issarrakraisila et Considine (1991) ont montré que 3,7% des rameaux qui ont porté un fruit jusqu'à maturité donnent des pousses végétatives après récolte, alors que 36% de ceux ayant fleuri sans porter de fruits en produisent et 49,1% de ceux restés végétatifs.

Ce comportement pourrait alors être à l'origine de l'alternance que l'on rencontre chez certains cultivars et traduirait un effet à l'échelle du rameau.

I-2-4 Repos avant floraison

Cette phase est caractérisée par l'arrêt de la croissance végétative, l'arbre doit ainsi pouvoir reconstituer ses réserves. C'est durant cette période, très importante, que se produit l'induction florale.

Plusieurs hypothèses existent sur le déterminisme de la floraison du manguier :

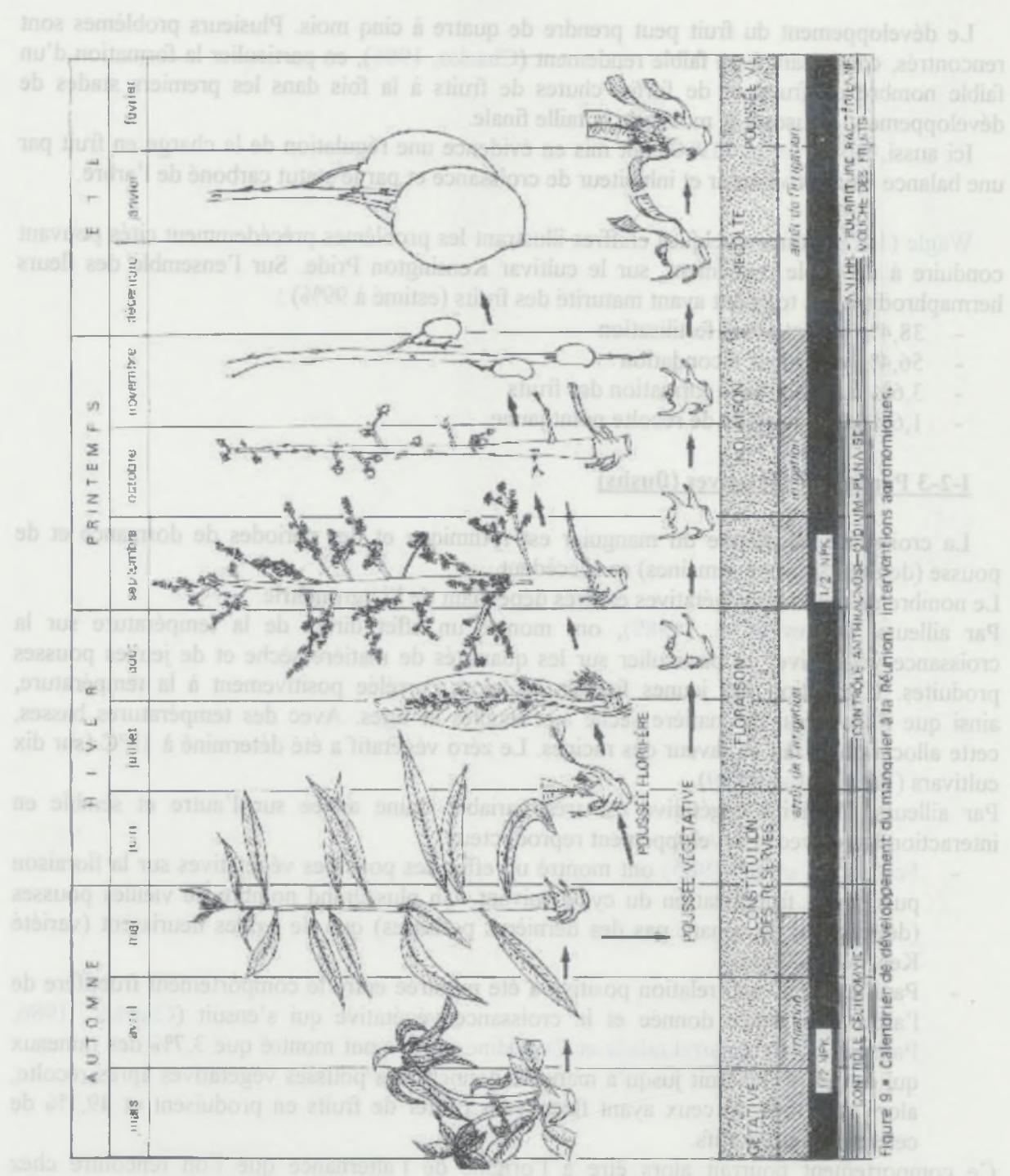


Figure I-2 : Cycle phénologique du manguiier à la Réunion
(Aubert, 1975)

- Certaines études ont montré la nécessité d'une température basse. Sur dix cultivars, [Whiley et al. \(1989\)](#) ont établi que la floraison ne peut pas se produire avec une température moyenne journalière supérieure à 15°C. La même conclusion a été obtenue sur le cultivar Tommy Atkins, en Floride, par [Nuñez-Elisea et Davenport \(1994\)](#).
- D'autres pensent qu'un stress hydrique jouerait un rôle fondamental, vraisemblablement en ralentissant la croissance végétative.
- Enfin, certains l'imputent à un stimulus chimique. Ce stimulus serait pour [Chacko \(1986\)](#), une hormone produite par les feuilles et pour [Nuñez-Elisea et Davenport \(1994\)](#), une substance produite uniquement par les feuilles matures.
- [Nuñez-Elisea et Davenport \(1994\)](#) donnent une explication conciliant ces différentes hypothèses. Un stress hydrique diminuerait la production de jeunes feuilles et ainsi augmenterait la proportion de feuilles inductives. Une basse température permettrait alors l'induction par ces feuilles matures et donc la croissance des bourgeons floraux.

Cette étude fut menée sur la variété Tommy Atkins, en Floride, mais des observations similaires ont été faites chez d'autres cultivars. Ainsi, un stress hydrique ne pourrait pas agir seul, mais une température minimum au cours de la journée d'environ 15°C serait indispensable à la floraison du manguier.

I-2-5 Caractéristiques du cycle phénologique de la variété Lirfa à la Réunion

A La Réunion, le manguier suit le cycle présenté précédemment ([Aubert, 1975](#)) (figure I-2).

Un suivi mené sur la station de Bassin Plat du Cirad Flhor, en 2001, ([Pardessus, 2002](#)) a permis de préciser ce comportement :

- La floraison, qui a lieu pendant l'hiver austral, est constituée de deux pousses florifères, apparaissant à un mois et demi d'intervalle : la première en août et l'autre fin septembre. Il est intéressant de noter que certains arbres fleurissent principalement à la première floraison, certains à la seconde et d'autres présentent les deux floraisons de façon équilibrée.

- La période de fructification s'étend d'octobre à février. Les rameaux ayant fleuri lors de la première poussée ont tendance à porter des fruits matures en tout début d'année, alors que ceux ayant fleuri lors de la seconde, les portent plutôt en février, début de la période cyclonique. Ceci peut être d'une grande importance pour les agriculteurs, qui cherchent à produire avant que la période cyclonique ne commence, pour minimiser les risques de chute de fruits.

- Les pousses végétatives apparaissent environ trois mois après la floraison, dès décembre. Elles sont au nombre de quatre : novembre-décembre, février, mars-avril et mai.

- La période de repos végétatif s'étend de mai à août.

I-3 Evolution des réserves carbonées et des sucres circulants au cours du cycle phénologique du Manguier

I-3-1 Le carbone dans l'arbre et ses différentes formes

Synthétisés au niveau des feuilles, les sucres atteignent les autres compartiments selon leurs besoins. Ils peuvent aussi être mobilisés vers ces lieux d'utilisation à partir de compartiments de réserve. On parle d'allocation des ressources. On définit les sources comme les lieux de production de carbone circulant (feuilles et compartiments de réserve) et les puits comme le lieu d'utilisation.

Ainsi, les plantes pérennes se développent, se maintiennent et produisent de nouveaux tissus grâce à l'énergie libérée par les assimilats ou les réserves carbonées mobilisées.

I-3-1-1 Principales formes présentes chez les plantes

On distingue les sucres circulants des sucres non circulants ou sucres de réserve.

➤ Sucres circulants

Saccharose : il est majoritaire chez beaucoup de plantes. Dernier maillon de la chaîne photosynthétique, c'est la forme normale de transfert d'un compartiment à l'autre.

Fructose et glucose : ce sont des produits du métabolisme qui normalement se combinent en saccharose dans les compartiments de transfert. Ils sont communément présents dans les racines à des concentrations souvent plus élevées que le saccharose (Loescher et al., 1990).

➤ Sucres de réserve

Amidon : c'est une longue chaîne, polymère de glucose. Ce sucre est la forme de stockage de carbone la plus répandue dans le règne végétal.

I-3-1-2 Rôle et localisation des réserves carbonées

Les réserves sont un moyen de faire face aux aléas environnementaux, susceptibles de faire diminuer l'assimilation de carbone par photosynthèse.

Les sucres de réserve, ont pour principal rôle la production d'énergie nécessaire au métabolisme et au développement des structures (élaboration du squelette carboné des cellules en particulier).

Chez les arbres, à la floraison et à la fructification, les réserves sont mobilisées sous forme de sucres solubles qui migrent jusqu'à leur lieu d'utilisation (fleurs et fruits à ces stades). Elles peuvent éventuellement être limitantes pour la floraison et la croissance du fruit. Davie et Stassen (1997) suggèrent que chez le manguier, les réserves des structures permanentes (grosses racines et branches) complètent l'apport en sucres produits par photosynthèse pendant les périodes de forte demande.

De nombreuses études ont abouties à des résultats plutôt contrastés sur les lieux de stockage de ces sucres de réserve :

➤ Organe de stockage

De manière générale, le système racinaire a de plus fortes concentrations en sucres et en amidon que toute autre partie de l'arbre (Loescher et al., 1990).

Chez le manguier :

- Whiley et al. (1989) notent une forte accumulation d'amidon dans les racines à basses températures
- Davie et Stassen (1997) ont mis en évidence sur le cultivar Sensation que la plus grande part d'amidon se trouve dans les branches (compartiments étudiés : feuilles, nouvelles pousses, branches, tronc, souche, pivots et autres racines). La quantité d'amidon stockée est croissante avec l'âge de l'arbre.
- Enfin, Robert et Wolstenholme (1992) ont montré sur deux variétés (Zill et Sabre) que la plus forte concentration d'amidon se trouvait dans les racines, puis dans les branches primaire ou secondaire selon le cultivar (modèle à six compartiments : racines, branches primaires, secondaires, tertiaires, écorce et feuilles). Lorsque l'on regarde la masse totale d'amidon dans les différents compartiments, racines primaires

et branches primaires dépasse largement les autres compartiments. Ainsi, pour les auteurs, la région de stockage de l'amidon se situerait au niveau du tronc, s'étendant aux premières branches et racines pivotantes.

➤ Localisation des réserves dans les organes

Chez le frêne, l'amidon est stocké dans l'écorce interne et surtout dans le parenchyme du bois (Boscagli, 1982).

Kile (1981) a montré que chez *Eucalyptus obliqua*, la concentration en amidon dans le bois est supérieure à celle de l'écorce, alors qu'il observe l'inverse pour les sucres solubles.

De la même manière, chez le manguier, on a déterminé que le principal lieu de stockage des réserves amylacées est le parenchyme ligneux (Lagier, 2003).

I-3-2 Evolution des teneurs en sucres au cours du cycle phénologique du manguier

Plusieurs études ont montré des variations du statut carboné de l'arbre suivant les saisons. Pongsomboon et al. (1997) évaluent la variation de teneur en sucres non structuraux pour le cultivar Nam Dok Mai, au cours de son cycle phénologique :

- au début de la période de dormance, ce taux est faible
- il augmente ensuite, vraisemblablement suite à un arrêt de la croissance végétative en raison de la sécheresse ou de basses températures
- enfin, le taux rediminue avec l'émergence des inflorescences.

La fructification correspondrait aussi à une période d'utilisation des réserves. Davie et Stassen (1997) ont montré une diminution des réserves amylacées dans les racines et les branches d'autant plus forte que le rendement en fruit l'était (cultivar Sensation). Dès la récolte, on constate que les réserves sont progressivement restaurées.

Les auteurs ont par ailleurs montré que l'amidon des racines est principalement utilisé lors de la croissance du fruit (corrélation négative entre teneur en amidon et croissance du fruit), alors que l'amidon des branches et du tronc le serait pour la croissance végétative de l'arbre (corrélation négative entre teneur en amidon et croissance végétative).

Cette évolution de l'état carboné correspond à ce qui a été décrit sur d'autres espèces subtropicales, telles que l'avocatier (Scholefield, 1985) ou le clémentinier (Marchal et Folliot, 1992).

I-3-3 Rôle des sucres dans le cycle phénologique du manguier

I-3-3-I Floraison

Pour les arbres fruitiers en général, le statut carboné de l'arbre semble jouer un rôle dominant dans la formation de bourgeons floraux et de fruits (Monselise et Goldsmith, 1982). Il en est de même pour le manguier, de nombreux auteurs suggérant un rôle important des réserves carbonées dans l'induction florale (Whiley et al., 1989 ; Bower et al., 1990).

Chacko (1986) met en évidence que chez presque tous les cultivars, de fortes réserves en amidon, une forte quantité totale d'amidon et un rapport C/N élevé dans les pousses favorisent l'induction florale. De même, Singh (1960), suggère qu'une accumulation de sucres permet l'induction florale. Chacko et Ananthanarayanan (1982) ont en outre montré que les écorces d'arbres matures ont un taux d'amidon et de sucres réducteurs beaucoup plus fort au moment de l'induction florale que les écorces d'arbres immatures. Ceci tend à confirmer le rôle du carbone dans l'induction florale.

De façon plus précise, Pongsomboon et al. (1997) mettent en évidence chez le cultivar Nam Dok Mai, une forte corrélation positive entre la quantité de sucres non structuraux dans les pousses terminales et le taux de floraison. Mais ils ne concluent qu'à l'association des deux phénomènes, sans lien de cause à effet. Pour Bower et al. (1990) le statut carboné de l'arbre ne déterminerait que l'ampleur de la floraison, induite par d'autres facteurs (corrélation positive entre la concentration en amidon et le nombre de pousses florales induites par un stress).

I-3-3-2 Fructification

Des expériences d'annélation (Chacko et al., 1982 ; Reddy et Singh, 1991) ont montré qu'un rameau doit avoir plus de 30 feuilles par fruit pour supporter la croissance du fruit, en utilisant uniquement les assimilats synthétisés dans ses feuilles. Etant donné que cette condition est rarement remplie, des réserves doivent être mobilisées.

Pour Davie et Stassen (1997), il semble que ce soit l'amidon des racines qui est le premier à être utilisé lors de la fructification (dans un modèle à trois compartiments : racines, bois, feuilles). En effet, bois et racines connaissent un pic de teneur en amidon au même moment, mais le minimum est atteint par les racines trois mois avant le bois.

De plus, pour Paulas et Shanayanala (1989), il existerait une accumulation de sucres dans les feuilles des axes florifères qui diminuerait lors de la formation des fruits.

Au moment de la récolte, les fruits représentent une forte quantité de carbone, puisque à eux seuls, ils contiennent deux fois plus d'amidon que l'ensemble de l'arbre (Davie et Stassen, 1997). Les auteurs mettent en évidence une forte chute de la quantité de carbone dans l'arbre après la récolte. La perte d'amidon se fait principalement dans les racines et les branches (modèle à trois compartiments). Cette forte perte pourrait être à l'origine de l'alternance de production de certains cultivars : une floraison et fructification abondante une année (année «on») pourraient entraîner une floraison faible l'année suivante (année «off»).

I-3-3-3 Structures végétatives

Il a été montré que la teneur en amidon du porte-greffe varie en sens inverse de l'étendue de la croissance végétative (Whiley et al., 1989).

On assiste aussi à une réallocation de l'amidon des feuilles vers les structures permanentes (tronc par exemple), juste avant l'abscission (Davie et Stassen, 1997).

I-4 Bilan, objectifs de l'étude générale et du stage

Les travaux effectués sur manguier ont abouti à l'idée que l'erraticisme de la croissance, de la floraison (en particulier l'induction florale), et de la fructification est étroitement lié au statut des ressources carbonées de l'arbre. Mais il s'agit plus d'une constatation de la **relation aux réserves carbonées** que de l'établissement précis de leur rôle.

La **floraison et la fructification** d'un cycle sont soupçonnées d'**influencer la suite du cycle**, ainsi que le **cycle suivant**. En particulier, floraison et fructification semblent avoir un effet sur la poussée végétative suivant la récolte.

La **localisation de ces réserves** est parfois contradictoire, peu de modèles prennent en compte l'ensemble de l'arbre. Les quelques modèles cités comportent un nombre réduit de compartiments et sont très globaux (Davie et Stassen, 1997 : trois compartiments ; Robert et Wolstenholme, 1992 : six compartiments).

Par ailleurs, l'évolution temporelle des réserves n'a pas précisément été envisagée. Il s'agit la plupart du temps d'études ponctuelles du statut d'un compartiment au cours du cycle ou de l'arbre à un moment donné (après poussée végétative, au moment de l'induction florale et de la floraison, statut des feuilles à la fructification...), faites par des équipes différentes, sur des cultivars souvent différents. Les seuls véritables suivis entrepris sont trop généraux autant au niveau des compartiments étudiés (trois compartiments) que des sucres pris en compte (amidon uniquement).

L'idée qui dirige l'étude générale menée dans le cadre de l'ATP est de quantifier les flux de carbone entre les compartiments de l'arbre. Les résultats permettront de modéliser ces flux de carbone, d'étudier une éventuelle variabilité de teneurs en sucres dans l'arbre pour enfin expliquer les asynchronismes de floraison et l'alternance à travers les relations entre statut carboné et floraison. D'autre part, l'étude de ces relations entre le statut carboné et la mise à fleur ou la croissance du fruit pourront permettre de proposer des outils techniques pour maîtriser l'entrée en production, la taille et la qualité du fruit

L'objectif de l'étude est par conséquent d'identifier les principaux sucres de réserve et leur localisation chez le manguier, afin d'élaborer une cartographie à l'échelle de l'arbre et de voir son évolution au cours du cycle phénologique (**cartographie spatiale et temporelle**). Cette étude correspondant à une phase exploratoire, un grand nombre d'organes sera considéré comme compartiments de réserves (les protocoles d'échantillonnage des travaux suivants pourront alors être mieux ciblés). L'utilisation d'un niveau fin d'échantillonnage permet d'envisager l'étude de plusieurs sources de variabilité dans l'importance des compartiments en terme de réservoir de carbone :

- variabilité spatiale entre compartiments d'un même arbre
- variabilité spatiale pour un même compartiment entre branches porteuses (pour le système aérien) ou entre racines (pour le système racinaire)
- variabilité entre plants du même stade phénologique pour un même compartiment
- variabilité temporelle, entre stades phénologiques

Ceci implique donc l'identification des principaux sucres de réserves, puis la détermination de leurs teneurs et l'estimation de leur masse totale dans chaque compartiment.

L'alternance ou l'asynchronisme de la floraison pourra aussi être appréhendé et éventuellement expliqué, selon ces différentes sources de variabilité.

Dans le cadre de ce stage, seules les données des analyses des sucres racinaires des trois premiers stades phénologiques, sur cinq prévu dans l'étude, ont pu être exploitées et notre travail a principalement été ciblé sur l'étude de la matière sèche dans l'arbre. Les objectifs sont alors :

1. la création de bases de données permettant le regroupement et le traitement de la grande quantité d'informations récoltées, en particulier sur les teneurs en matière sèche
2. la détermination et l'étude de la teneur en matière sèche de chaque compartiment sur les cinq stades phénologiques
3. l'évaluation de la biomasse totale et sa distribution dans la plante, grâce aux résultats acquis en 2., sur les cinq stades phénologiques
4. l'étude des teneurs en différents sucres dans les compartiments racinaires, qui couplées aux résultats obtenus en 3., permet l'estimation de la quantité absolue de sucres présents dans chaque compartiment racinaire des trois premiers stades phénologiques.

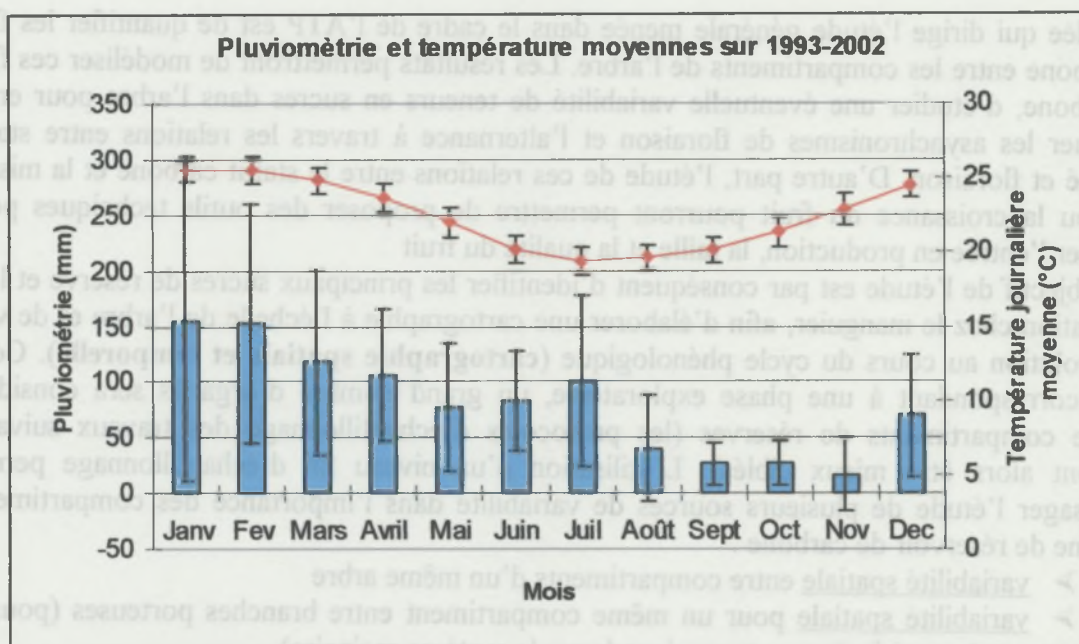


Figure II-1 : Pluviométrie et température moyennes sur la parcelle d'essai (période 1993-2002)

Données météo de la station CIRAD de Ligne Paradis.

La courbe rouge représente l'évolution de la température journalière au cours de l'année.

Les barres bleues représentent la pluviométrie mensuelle.

Pour ces deux variables, l'écart-type des valeurs sur la période étudiée est indiqué par les traits noirs verticaux.

II- MATERIELS ET METHODES

Pour répondre aux objectifs de l'étude générale dans le cadre de l'ATP, un essai a été mis en place en juillet 2002.

II-1 Parcelle d'essai et matériel végétal

II-1-1 Parcelle d'essai

La parcelle d'essai (MA06) se situe sur station du CIRAD Flhor de Bassin Plat, au nord-est de Saint Pierre, à 150 mètres d'altitude.

La pluviométrie annuelle y est de 971 mm en moyenne pour la période 1993-2002. Durant les mois les plus humides, (janvier-février) elle peut atteindre 300mm par mois, mais au gros de la saison sèche (août-novembre), les précipitations mensuelles sont inférieures à 50 mm (figure II-1).

La température moyenne annuelle est de 22,5°C (moyenne sur 1993-2002), avec un minimum de 19,4°C en juillet. La zone est ventée et ensoleillée.

Les sols proviennent de coulées basaltiques récentes du Piton de la Fournaise. Ils sont peu épais (moins de 70 cm) du fait de l'érosion éolienne. Ces sols sont ferralitiques à texture argileuse (goethite et gibbsite essentiellement) et peu pierreux dans les premiers horizons. Ils présentent de bonnes propriétés chimiques: pH entre 6 et 7, taux de matière organique de 4 à 5% en surface et 1 à 2% entre 20 et 50 cm, rapport C/N variant de 9 à 10, CEC de 15 à 20méq et taux de saturation de 80 à 95%.

La pente de la parcelle d'essai est faible voir nulle.

Ainsi le contexte pédo-climatique de la parcelle d'essai est favorable à la culture du manguiers.

II-1-2 Matériel végétal

Cette parcelle fut plantée début 1991 avec des plants de la variété Lirfa, greffés sur Maison Rouge. Les caractéristiques de la variété Lirfa ont été présentées en introduction. Le porte-greffe monoembryonné Maison Rouge confère un ancrage plus important et donc une meilleure résistance aux vents cycloniques que l'association plus commune à la Réunion avec le porte-greffe Carotte.

La parcelle, orientée est-ouest, comporte sept rangs de huit à dix arbres et la densité de plantation y est de 6m X 4m. Les arbres sont repérés à l'aide d'un code à une lettre (rang) et un chiffre (position dans le rang).

II-1-3 Conduite des plants

➤ Fertilisation

Après la récolte, l'arbre reçoit la moitié de la dose de fumure azotée et potassique. Ainsi, en février-mars, 1,375 kg d'urée et 1,38 kg de sulfate de potasse ont été apportés par arbre.

Pendant la période d'allongement des panicules florales, en juillet, un quart des apports azotés et potassiques sont apportés, soit respectivement 0,675 kg et 0,69 kg par arbre. La totalité de

Etape	Stade phénologique	Date	Plants sélectionnés	Niveau attendu des réserves carbonées
1	Repos avant floraison	fin 07/02	C9 C2 C4	Haut
2	Pleine floraison (1 ^{er} flush)	fin 08/02	A9 E2 E7	Haut
3	Croissance du fruit (phase de vitesse de croissance maximale)	début 11/02	A10 C6 C7	Intermédiaire
4	Fin de récolte	début 02/03	B10 B2 B3	Bas
5	Flushs végétatifs après récolte (entre les deux flushs)	début 04/03	B9 B8 C5	Intermédiaire
6	Repos avant floraison	début 07/03	D9 B6 C8	Haut

Tableau II-1 : Etapes de l'échantillonnage selon le stade phénologique de l'arbre
(en gras : arbre déraciné)

EFFECT OF TREE PHENOLOGICAL EVENTS ON CARBOHYDRATE RESERVES

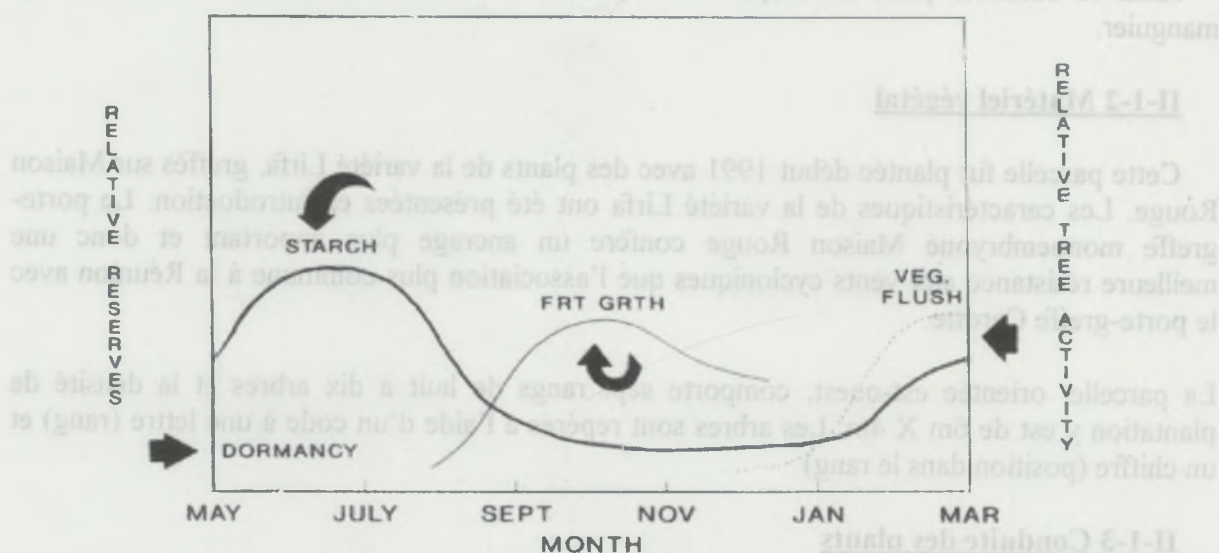


Figure II-2 : Niveaux de réserves carbonées attendus au cours du cycle phénologique, par analogie à plusieurs autres espèces cultivées

Schéma s'appliquant à l'hémisphère sud.
(source : Robert et Wolstenholme, 1992)

la fumure phosphatée est apportée sous forme de P_2O_5 tricalcique à raison de 0,632 kg par arbre.

Les derniers apports d'urée et de sulfate de potasse, soit le dernier quart, sont effectués au début du grossissement des fruits en septembre/octobre.

➤ Traitements phytosanitaires

Globalement, pendant la poussée végétative, la lutte est plutôt orientée contre la cécydomyie, l'oidium et l'anthracnose. De la floraison à la nouaison, elle se tourne plus particulièrement vers punaise, oïdium, bactériose, et anthracnose. Enfin, pendant la croissance des fruits et avant la récolte, des traitements contre la mouche des fruits, la bactériose et l'anthracnose sont effectués.

➤ Irrigation

L'irrigation a lieu durant la croissance du fruit, du mois de septembre (nouaison) jusqu'à la récolte. Elle se fait par micro-asperseurs et la quantité moyenne d'eau apportée correspond à l'ETP : 6mm/jour. La fréquence d'irrigation est de 3 fois par semaine.

➤ Taille

Aucune taille n'a été effectuée sur la parcelle depuis au moins trois ans afin de ne pas perturber la succession « naturelle » des pousses des arbres.

II-2 Protocole expérimental

II-2-1 Stades phénologiques : aspect temporel de l'étude

L'étude est basée sur un cycle phénologique complet. Cinq stades sont considérés. A chacun d'eux, les réserves carbonées des plants sont attendues à des niveaux différents d'après les études menées sur plusieurs autres cultures (tableau II-1 et figure II-2). Le premier stade (1) est répété en fin de suivi (6).

II-2-2 Echantillonnage des compartiments de l'arbre : aspect spatial de l'étude

Les objectifs de l'étude générale à atteindre nécessitent la connaissance :

- des teneurs en sucres dans les différents compartiments
- des biomasses correspondantes

A chaque étape, trois plants ont alors été échantillonnés pour les analyses des sucres :

- deux sont restés en place
- un autre a été arraché pour détermination de la biomasse fraîche et sèche, totale et des différents compartiments.

II-2-2-1 Définitions préliminaires des compartiments

voir figure II-3 et annexe 1

➤ Charpentières: ce sont les plus grosses branches partant du tronc, définies entre leur insertion sur le tronc et la première ramification importante conduisant à une diminution sensible de leur diamètre.

Ucn = dernière unité de croissance,
qui portera l'inflorescence ou
restera végétative

Ucn-1 = avant-dernière unité de
croissance.

Bois de niveau 3 = au-delà des
ramifications principales du bois
de niveau 2.

Bois de niveau 2 = ramifications
principales du bois de niveau 1.

Bois de niveau 1 = ramifications
principales des charpentières.
Choisi comme base pour
structurer l'échantillonnage

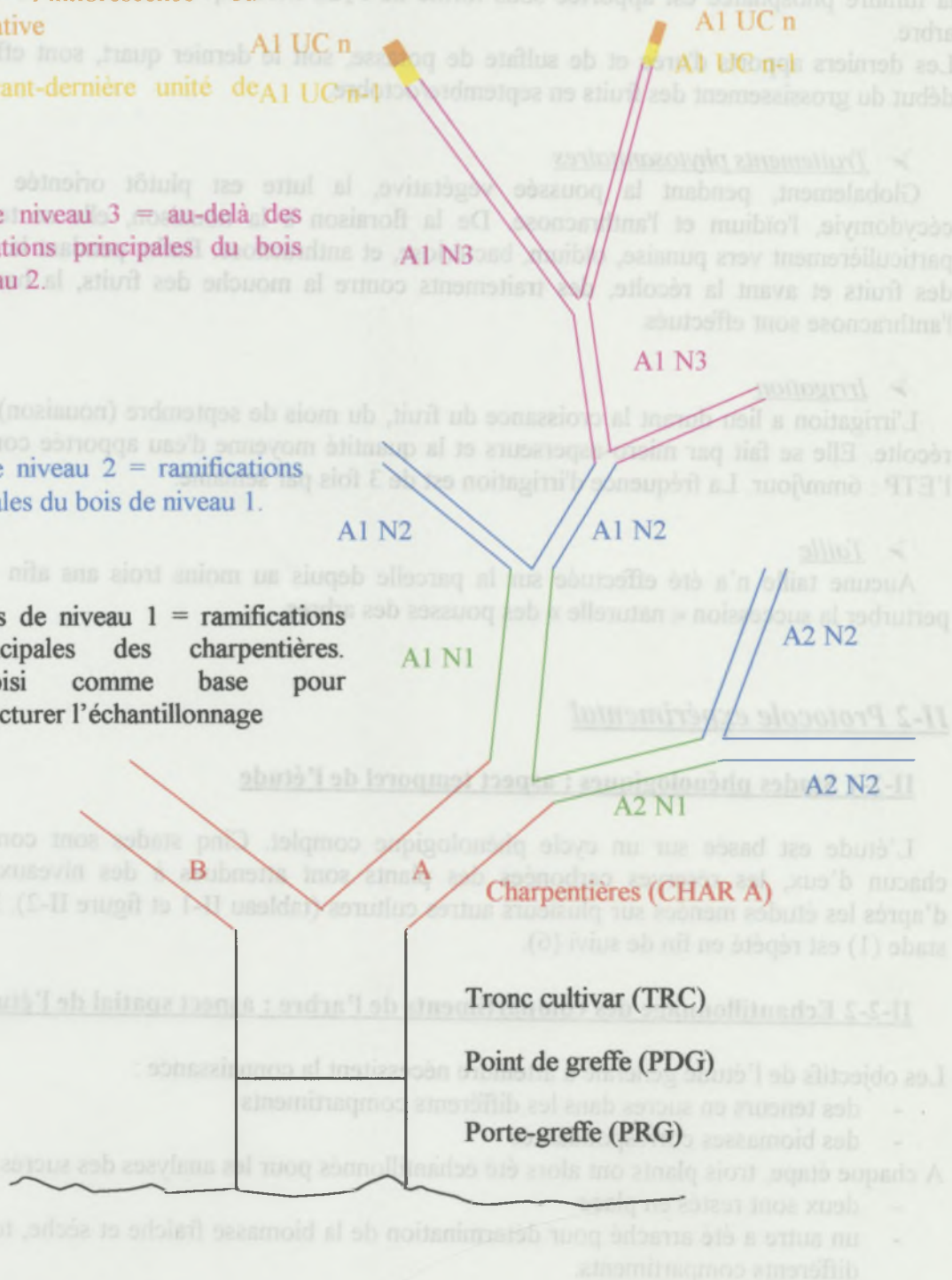


Figure II-3 : Schéma d'échantillonnage sur la structure ligneuse aérienne du manguiier

➤ Branches de niveau 1: elles correspondent aux ramifications des charpentières, entre la zone de ramification et la première ramification importante de la branche de niveau 1 (diminution sensible du diamètre).

Les différences observées dans l'arbre (en terme de biomasse, floraison, fructification...) semblent liées à ce niveau. La floraison, par exemple, est en général homogène sur toute une branche de niveau 1, mais pas à l'échelle de l'arbre. Il est alors choisi comme niveau de base structurant l'échantillonnage des compartiments aériens de niveau supérieur. Les branches de ce niveau seront appelées par la suite : sous-charpentières.

➤ Branches de niveau 2: elles correspondent aux ramifications des branches de niveau 1, entre la zone de ramification et la première ramification importante de la branche de niveau 2 (diminution sensible du diamètre).

➤ Branches de niveau 3: structure ligneuse se trouvant entre la première ramification importante du niveau 2 et l'avant dernière unité de croissance.

➤ Unités de croissance : les avant-dernières unités de croissance (Ucn-1) et les dernières unités de croissance (Ucn) correspondent à des pousses du cycle précédent, avant la floraison 2002. Les pousses végétatives du cycle actuel (2002-2003) sont appelés Ucn+1 et Ucn+2 (photo en annexe 1).

II-2-2-2 Descriptions des principales parties ligneuses aériennes et racinaires

Avant l'échantillonnage, les principales parties ligneuses aériennes et racinaires ont été décrites. Les données pourront permettre d'apporter des facteurs explicatifs aux résultats.

➤ Partie aérienne

Sur tous les arbres prélevés, les compartiments du tronc au niveau 2 ont été décrits :

- hauteur d'insertion et hauteur finale (jusqu'au niveau 1 inclus)
- longueur du compartiment, ce qui permet de déduire l'angle d'insertion par rapport à l'horizontale pour les charpentières et les branches de niveau 1
- circonférences haute et basse du compartiment
- angle d'insertion des charpentières sur le tronc
- angle d'orientation des charpentières et des branches de niveau 1

➤ Partie racinaire

La longueur de la souche a été relevée.

Les grosses racines et les pivots des plants arrachés ont eux aussi été caractérisés :

- profondeur d'insertion
- circonférence au départ de la racine ou des pivots
- 2 diamètres pris perpendiculairement au départ de la racine ou des pivots
- angle d'insertion des racines sur la souche
- angle d'orientation des racines

II-2-2-3 Echantillonnage des compartiments dans l'arbre

Afin d'envisager les différentes sources de variabilité spatiale, il a été nécessaire de faire un grand nombre d'échantillonnages pour chaque compartiment et chaque sous-charpentièr, pour le système aérien. On appellera sous-compartiment le compartiment correspondant à une sous-charpentièr. Par exemple, sur un arbre à cinq sous-charpentières (A1, A2, B1, B2, C1)

le compartiment « branche de niveau 2 » a été échantillonné cinq fois. Chaque échantillon correspond à une sous-charpentièrre : « branche de niveau 2 sur A1 », « branche de niveau 2 sur A2 »,... Pour le système aérien, il y aura alors autant d'échantillons que de sous-compartiments.

Deux types d'échantillon ont été prélevés :

- des carottes faites à la tarière de Presler dans les bois de gros diamètre. Une carotte correspond à un rayon du compartiment
- des compartiments entiers ou parties de compartiment (sections).

➤ Système racinaire

- la souche (SOU): entre le niveau du sol et le départ des pivots : prélèvement et mélange de deux carottes à la tarière de Presler à environ -20 cm.

- les pivots (PIV): prélèvement et mélange de deux à trois carottes à la tarière de Presler dans les pivots vers -40 à -50 cm.

- les grosses racines ($\varnothing > 1$ cm): pour rechercher un éventuel gradient le long des grosses racines on a prélevé à 10 cm après leur insertion sur la souche (partie appelée « proche des pivots », RGpp) et à 2 mètres de leur point de départ (RG2m).

Pour le *plant arraché* : quatre grosses racines ont été choisies, si possible insérées à l'aplomb des branches charpentières (étude de la variabilité de la teneur en sucres de réserves entre les grosses racines). Sur chacune, deux à quatre carottes ont été prélevées à la tarière de Presler, à 10 cm environ du tronc (RGpp). Puis un bout de la racine a été sectionné à 2 mètres du tronc (RG2m).

Pour les *plants restant en place* : une seule racine a été dégagée sur environ 2 mètres et échantillonnée comme précédemment.

Dans les deux cas, les grosses racines ont été dégagées du sol à l'aide d'air sous pression.

- les racines moyennes (RMo) ($0.2 \text{ cm} < \varnothing < 1 \text{ cm}$) et les racines fines (RFi) ($\varnothing < 0.2 \text{ cm}$) :

Pour le *plant arraché* : l'échantillon a été constitué de racines prélevées à cinq endroits distribués régulièrement autour du plant.

Pour les *plants restant en place* : les échantillons ont été pris au même niveau autour de la grosse racine dégagée.

➤ Système aérien

- porte-greffe (PRG), point de greffe (PDG) et tronc (TRC) : deux carottes ont été prélevées dans chaque compartiment à la tarière de Presler, suivant différentes expositions. Bien que le point de greffe ne soit pas un compartiment à proprement parler, si des différences apparaissent entre le porte-greffe et le tronc, il est intéressant de voir ce qui se passe au niveau du point de greffe.

- charpentières (CHAR) : Prélèvement et mélange de deux à trois carottes à la tarière de Presler le long de chaque charpentièrre, selon différentes expositions.

- branches de niveau 1 (sous-charpentièrre) et de niveau 2 (N1, N2) : Prélèvement et mélange de deux à trois carottes à la tarière de Presler le long de chaque branche de ces niveaux.

- branches de niveau 3 (N3) : L'échantillon a été constitué de trois rondelles de branches appartenant à ce niveau.

- avant-dernière et dernière unité de croissance (UCn-1 et UCn) : L'échantillon a été formé de trois unités de croissance prises au hasard par branche de niveau 1 (sous-charpentièrre).

La floraison et la fructification d'un cycle étant susceptibles d'influencer la suite du cycle ainsi que le cycle suivant, on a distingué, à partir du stade croissance du fruit, différents types d'unités de croissance en fonction de l'activité de l'UCn entre la floraison et la récolte. On a

alors défini trois états pour les unités de croissance (UCn-1 et UCn) suivant que l'UCn est restée végétative (pas de floraison), qu'elle a été florifère sans porter de fruit, ou qu'elle a porté au moins un fruit. L'état de l'UCn, a été repérée par une étiquette (photo en annexe 1).

- feuilles: Les feuilles de l'arbre, d'âge et d'accès à la lumière différents, on été réparties en plusieurs compartiments : feuilles des branches de niveau 3 (FN3) et feuilles des différentes unités de croissance (FUCn-1, FUCn) en tenant compte de l'état reproducteur ou végétatif de l'UCn au cours du cycle étudié.

Pour chaque compartiment de feuilles, un échantillon a été formé de six feuilles par sous-charpentièrre, prises au hasard.

Enfin, selon le stade phénologique considéré, des compartiments particuliers ont été étudiés :

- les inflorescences : quatre compartiments ont été identifiés, en fonction du développement de l'inflorescence :

- ✓ débourrement du bourgeon de l'inflorescence (BID)
- ✓ inflorescence en elongation (pas de ou rares fleurs ouvertes) (IE)
- ✓ inflorescence en pleine floraison (PF)
- ✓ rachis d'inflorescence restant en place après la floraison (RI)

L'échantillon a été formé d'un ensemble de BID ; de deux inflorescences pour les inflorescences formées (tiges et fleurs mélangées). Les rachis ont été prélevés seuls ou avec leurs feuilles s'il s'agit d'inflorescences mixtes.

- les fruits : quatre compartiments ont été identifiés :

- ✓ le pédoncule (rachis de l'inflorescence qui porte le fruit)
- ✓ l'épiderme
- ✓ la pulpe
- ✓ le noyau

Pour chaque compartiment, l'échantillon a été construit à partir de cinq fruits pris au hasard par sous-charpentièrre pour le stade phénologique "croissance du fruit", et pris à pleine maturité pour le stade "fin de récolte".

- les pousses végétatives, ou nouvelles unités de croissance (Ucn+1, Ucn+2) : l'échantillon a été formé de trois unités de croissance prises au hasard par sous-charpentièrre. Les feuilles correspondantes (FUCn+1, FUCn+2) ont aussi été échantillonnées en prélevant six feuilles de chaque type.

Pour ces quatre compartiments, on a tenu compte de l'état reproducteur de l'UCn ou cours du cycle étudié. Pour le stade flush végétatif, ces unités ont été datées : 0, pousse de novembre (pousse anormale, suite d'un fort coups de vent), 1, pousse de décembre et 2, pousse de mars.

II-2-2-4 Traitement des échantillons et extraction des sucres

Les échantillons ont été pesés, trempés dans l'azote liquide, puis stockés à - 40°C pendant deux mois au maximum. Ils ont ensuite été lyophilisés (65h, -55°C, 2.10^{-1} mBar) afin de bloquer les réactions du métabolisme et d'éviter la dégradation des sucres.

Les échantillons ont ensuite été broyés puis envoyés au CIRAD à Montpellier pour extraction et dosage des sucres.

➤ Extraction et dosage des sucres solubles

- 100 mg de poudre de chaque échantillon ont été disposés dans une capsule d'aluminium et séchés pendant deux heures à l'étuve à 65°C.

- Ensuite, on a introduit 20 ou 30 mg d'échantillon (pesé au dixième de milligramme) dans un micro tube (type Eppendorf), auquel on a ajouté 1 ml d'éthanol (dilué à 80% dans de l'eau distillée).
- Agitation au VORTEX pendant quelques secondes
- Centrifugation du micro tube pendant 10 minutes (10 000 tours/min)
- Le surnageant a été récupéré dans un tube à hémolyse (sans altérer le culot)

Les quatre dernières phases ont été répétées deux fois, la dernière fois étant réalisée avec de l'éthanol à 50%.

Au dernier culot sur lequel a été dosé par la suite l'amidon, ont été additionnés 500 µl d'éthanol à 80% et les micro tubes ont été conservés au congélateur à - 30°C.

- La solution a alors été filtrée dans une mini colonne contenant du charbon actif (retenant les pigments) et du PVPP (retenant les polyphénols)
- Après filtration complète à 5°C, on a ajouté 2 x 500 µl d'éthanol à 80% dans chaque colonne

Les filtrats ont été évaporés à l'évaporateur rotatif et l'échantillon a été repris par 1 ml d'eau ultra pure.

Les dosages des sucres solubles ont ensuite été réalisés par chromatographie ionique haute performance (DIONEX) avec une détection par ampérométrie pulsée (Peschet et al, 1991). Le dosage a été réalisé dans un milieu à base de soude (pH=12).

Le principe de la chromatographie ionique repose sur l'utilisation de deux types de colonnes, au choix :

- la colonne Carbo Pack PA1 : détecte les monosides
- la colonne Carbo Pack MA1 : détecte les sucres et les polyols

La colonne PA1 a été retenue ici car elle permet d'obtenir des résultats beaucoup plus rapidement que la colonne MA1.

Les teneurs en sucres solubles sont exprimées en mg par g de matière sèche totale.

➤ Extraction et dosage de l'amidon

Le culot précédent a été décongelé, le solvant de conservation a été éliminé après centrifugation.

Le culot a été repris dans 4 ml de soude à 0,02 N. Bien désagrégué, il a été mis au bain marie une heure à 90°C avec une agitation fréquente. L'hydrolyse de l'amidon a été réalisée par adjonction de 400 µl d'amyloglucosidase dans le tube au bain marie à 50°C.

Le dosage du glucose résultant de l'hydrolyse a été réalisé par dosage enzymatique couplé faisant intervenir la glucose 6 phosphate deshydrogénase et l'hexokinase (Bergmeyer et al, 1983).

Les résultats sont exprimés en mg d'amidon par g de matière sèche totale.

II-2-2-5 Distribution de la biomasse entre les différents compartiments

Elle a été effectuée uniquement sur l'arbre excavé à chaque stade phénologique. Après prélèvement des échantillons pour les analyses de sucres, tous les sous-compartiments de l'arbre (compartiment d'une sous-charpentière) ont été séparés, puis pesés.

Séparation et pesée des différents sous-compartiments

➤ Système racinaire

- **souche et pivots** : ils ont été arrachés à la pelle mécanique et découpés à la tronçonneuse après section des grosses racines. Ils ont alors été pesés en frais.

La fosse d'excavation ne descend pas en dessous de 70 cm. En-dessous de cette profondeur, on estime que seule la perte de pivots est importante et elle a été estimée à 47% (Dechazal, 2003). Cette valeur a été appliquée afin d'estimer le poids total des pivots.

- **racines** : le volume correspondant à l'espace de Voronoï (6 m x 4 m dans notre cas) sur 0,7 m de profondeur a été creusé à la pelle mécanique. Les racines grosses et moyennes ont été triées dans ce volume de terre, lavées, et séchées à l'étuve (environ 90 °C, pendant 3-4 jours).

Une partie des grosses racines peut être pesée en frais.

Le tri, et donc la pesée, des racines fines n'était pas envisageable dans un tel volume de terre. Il a été montré sur deux plants que les racines fines représentent 11% du poids sec racinaire total (Dechazal, 2003). Ce résultat a été utilisé pour estimer la biomasse des racines fines de chaque plant excavé.

➤ Système aérien

Chaque sous-compartiment a été découpé, séparé des autres et pesé en frais. Les pousses végétatives du cycle 2002-2003, qui ont été regroupées selon leur position (Ucn+1, Ucn+2) pour l'analyse des sucres, ont ici été regroupées selon leur âge (FV0, FV1, FV2) pour l'étude de la répartition de la biomasse.

Détermination de la teneur en matière sèche de chaque sous-compartiment

Pour chaque arbre excavé, nous avons séché par lyophilisation les échantillons destinés aux analyses des sucres (comme pour les plants restant en place), mais nous avons aussi séché des échantillons de chaque sous-compartiment à l'étuve. Cette dernière méthode est couramment utilisée pour les déterminations de teneurs en matière sèche.

➤ Lyophilisation

L'échantillon à lyophiliser a été pesé en frais, puis après lyophilisation. Le rapport de ces deux valeurs donne la teneur en matière sèche obtenue par lyophilisation.

➤ Etuve

Après découpage et pesée en frais de chaque sous-compartiment, une aliquote de chaque sous-compartiment a été prélevée et pesée. Des aliquotes fruits ont aussi été préparées, pour les stades concernés, en séparant graine, pulpe et épiderme.

Les aliquotes ont été placées à l'étuve à environ 90°C pendant trois jours minimum, puis pesées. En effet, après trois jours à l'étuve, les pertes de poids sont minimales, l'échantillon est sec après ce délai. Lorsque les échantillons n'ont pu être placés rapidement à l'étuve par faute de place, ils ont été congelés à -40°C afin de stopper les réactions du métabolisme qui pourraient entraîner une perte de matière. Le rapport des deux pesées donne la teneur en matière sèche à l'étuve.

Si les teneurs en matière sèche obtenues par ces deux méthodes de séchages sont différentes il faut comprendre pourquoi de tels écarts apparaissent afin de choisir quelle teneur utiliser pour estimer la biomasse sèche du sous-compartiment.

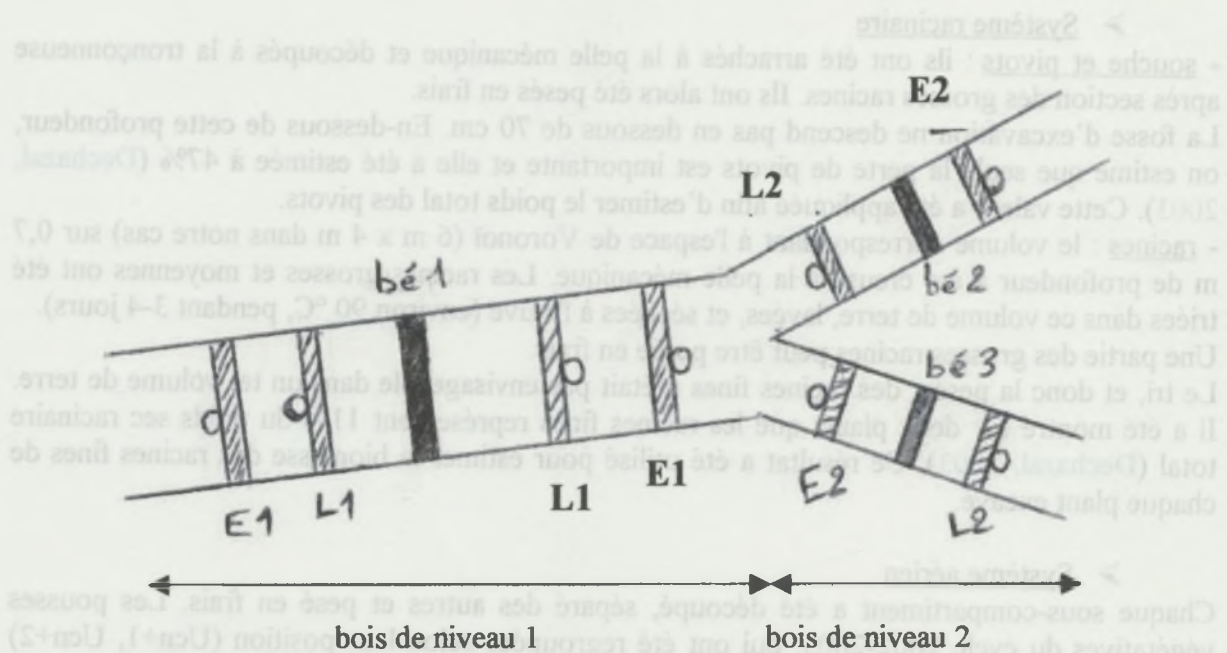


Figure II-4 : Echantillonnage pour l'étude de l'effet de la méthode de séchage et du type d'échantillon sur la teneur en matière sèche

E1, E2 : couples d'échantillons destinés à l'étuve

L1, L2 : couples d'échantillons à lyophiliser

Chaque couple d'échantillon est constitué d'une carotte (cercle) et d'une section de branche (rectangle)

bé1, bé2, bé3 : sections de branche à séparer en bois et écorce et destinées à l'étuve et à la lyophilisation pour déterminer les teneurs en matière sèche du bois et de l'écorce.

II-2-2-6 Effet de la méthode de séchage et du type d'échantillon ligneux sur la teneur en matière sèche

Des différences entre les valeurs des teneurs en matière sèche obtenues par lyophilisation et à l'étuve ont été observées pour les compartiments du bois, sauf le bois de niveau 3, sur les cinq arbres étudiés (voir résultats au IV-1-1). La teneur en matière sèche obtenue par lyophilisation est supérieure à celle à l'étuve. Or pour ces compartiments, les échantillons destinés à être lyophilisés ou séchés à l'étuve sont différents :

- pour la lyophilisation, on a utilisé une carotte
- pour l'étuve, on a prélevé une section du compartiment

Deux hypothèses peuvent alors expliquer les différences observées :

- 1) une différence d'efficacité de la méthode de séchage, selon les compartiments : moins d'eau pourrait être tirée à la lyophilisation, ou un autre composé pourrait partir à l'étuve (sucres, éléments azotés...).
- 2) une différence venant de caractéristiques propres au type d'échantillon utilisé, carotte ou section. Ces caractéristiques pourraient influencer sur la teneur globale en matière sèche.

Afin de déterminer l'origine des écarts observés, nous avons mis en place un essai complémentaire dont l'objectif était de tester les deux hypothèses précédentes. Deux facteurs ont été considérés : la méthode de séchage (lyophilisation ou étuve) et le type d'échantillon (carotte ou section). On a étudié leur effet sur la teneur en matière sèche de branches de niveau 1 et 2 sur cinq arbres d'une autre parcelle.

Pour chaque compartiment de bois, quatre couples d'échantillons section-carotte ont été prélevés le long de la branche. Un couple sur deux était destiné à la lyophilisation, l'autre à l'étuve, en alternant le long de la branche. (figure II-4). Les séchages à l'étuve et les lyophilisations ont été effectués en même temps, selon le même protocole que les échantillons destinés aux analyses de sucres.

Par ailleurs, une section de branche pour le niveau 1 et deux pour le niveau 2 ont été découpées et séparées en écorce et bois, afin de déterminer la teneur en matière sèche de chaque partie obtenue avec les deux méthodes de séchage.

II-3 Traitements statistiques

Les bases de données ont été créées sous Splus (MathSoft, 2001). Les traitements statistiques des résultats ont été effectués avec le même logiciel.

Pour comparer deux populations d'échantillons soumis à des traitements différents, on a utilisé un **test de Student**. C'est le cas pour la comparaison des teneurs en matière sèche de chaque compartiment après lyophilisation et séchage à l'étuve (III-2-2, IV-1-1). On n'a utilisé que les compartiments pour lesquels il existe au moins trois répétitions.

Pour déterminer l'effet de traitements sur les teneurs en matière sèche et en sucres, on a effectué une **analyse de variance (ANOVA)** à un ou deux facteurs avec interaction.

- *Effet du mode de séchage et du type d'échantillon sur la teneur en matière sèche (IV-1-2):* On a effectué une ANOVA à deux facteurs avec interaction (mode de séchage et type d'échantillon), pour chaque compartiment de bois.
- *Effet du mode de séchage et du compartiment de bois échantillonné (bois N1 et N2) sur la teneur en matière sèche de chaque partie du bois (écorce ou bois) (IV-1-2) :*

- Effet des différentes sources de variabilité envisagées et du compartiment sur les teneurs en matière sèche et en sucres (IV-2, IV-3, IV-5, VI-5) :

Les effets du plant, du stade ou de l'état reproducteur de l'unité de croissance ont été évalués grâce à des ANOVA à deux facteurs avec interaction (source de variabilité et compartiment).

Ces analyses ont été faites sur les compartiments possédant au moins trois répétitions. On a aussi vérifié la répartition correcte des résidus. Une transformation logarithmique a été utilisée pour stabiliser la variance, si nécessaire.

Lorsqu'un effet a été mis en évidence, on a effectué une ANOVA à un seul facteur (compartiment), suivi d'une **comparaison multiple des moyennes (méthode de Tukey)**, afin de regrouper les compartiments dont les moyennes n'étaient pas significativement différentes.

Pour établir des relations entre deux variables on a utilisé des régressions linéaires ou non linéaires. C'est le cas des relations entre biomasses des compartiments (V-4) ou entre teneurs en sucres pour un même lieu d'échantillonnage (VI-2).

On a cherché à linéariser les relations non linéaires (relations puissances : V-4-1, logarithme : V-4-2) afin de faciliter l'interprétation statistique des résultats des **régressions**. La répartition correcte des résidus a été vérifiée.

Les corrélations linéaires ont été cherchées par la méthode de Pearson.

Plant	Stade	Partie	TypOrg	Organe	OrgEtatUcn	Etat	Charpentiere	UnitRatach
		racinaire	souche				souche	
			nivots				nivots	
			racine	Grosse racine			racine	
		aérienne	bois	Racine moyenne				
				Racine fine				
				Porte greffe			norte greffe	
				Point de greffe			norte greffe	
				Tronc			cultivar	
				Chamentière			A, B, ...	
				Branche N1				
				Branche N2				
				Branche N3				
			Uc	Ucn-1	Organe caractérisé par l'état reproducteur ou végétatif de l'Ucn dont il dépend, au cours du cycle 2002-2003 : - végétatif - florifère - fructifère	Etat de l'Ucn seul : - végétatif - florifère - fructifère		A1,A2,B1, ...
				Ucn				
				Branche N3				
				Ucn-1				
				Ucn				
				Ucn+1.Ucn+2 / Flush				
				Feuilles d'Ucn+1,Ucn+2/				
				Feuilles du flush				
				Rachis				
				Débourrement				
			inflorescence	Elongation	- végétatif - florifère - fructifère			
				Pleine floraison				
				Epiderme				
				Pulpe				
			fruit	Graine				

Tableau III-1 : Trame des bases de données : variables et principales valeurs

Pour les pousses végétatives, la notation «Ucn+1», «Ucn+2» correspond à la position de l'organe sur le rameau et est utilisée pour les résultats d'analyses de sucres. La notation «flush» et «feuilles de flush» est complétée par l'âge de la pousse (chiffre de 0 à 2) et sert à l'étude de la biomasse de l'arbre. Dans le tableau, lorsque la caractérisation ne change pas d'une colonne à l'autre, elle n'est pas répétée (exemple : la souche est caractérisée dans la colonne «Organe» par «souche »).

III- MISE EN FORME DES DONNEES : CREATION DE BASES ET DE PROGRAMMES DE TRAITEMENTS

Les données récoltées lors des échantillonnages sont très nombreuses, il est donc nécessaire de les structurer pour répondre aux objectifs établis (**étude de la teneur en matière sèche et en sucres dans les sous-compartiments, ainsi que de leur répartition**) et permettre leur analyse.

Dans un premier temps, il a fallu créer des bases de données permettant différents niveaux d'agrégation, ce qui permet de travailler à des échelles plus ou moins fines. On a alors pu synthétiser les données recueillies et étudier les éventuelles **sources de variabilités des teneurs et de répartition de la biomasse**, à la fois pour la **matière sèche** et les **sucres**.

Nous avons ensuite construit des programmes traitant ces données en routine, au fur et à mesure de leur acquisition. Ces programmes d'analyse exploratoire donnent des pistes pour des études plus approfondies.

III-1 Structuration des données : création de deux bases de données

Deux aspects sont envisagés, comme défini dans les objectifs de cette étude :

- la **teneur** des différents sous-compartiments (compartiment sur une sous-charpentièr) en matière sèche ou en sucres.
- la **répartition de la biomasse** sèche ou des sucres au sein de l'arbre.

Deux bases de données sont alors nécessaires, regroupant l'ensemble des résultats :

- (1) *BaseSucres*, regroupant les **teneurs de chaque sucre rapportées à la matière sèche structurale** (matière sèche totale moins la somme des masses de sucres) de chaque sous-compartiment.

Elle contient tous les arbres échantillonnés.

- (2) *BaseBiomasse*, contenant la **teneur en matière sèche** de chaque sous-compartiment échantillonné, sa **biomasse sèche** et la **masse de chaque sucre** présente dans celui-ci.

Elle ne contient qu'un seul arbre par stade, l'arbre arraché. La biomasse sèche d'un sous-compartiment (comp.) et la masse d'un sucre *i* qu'il contient sont estimées comme ci-dessous :

$$\begin{aligned} \text{poids sec}_{\text{comp.}} &= \text{poids frais}_{\text{comp.}} * \text{pourcentage de matière sèche}_{\text{comp.}} / 100 \\ \text{masse (sucre } i)_{\text{comp.}} &= \text{poids sec}_{\text{comp.}} * \text{teneur en sucre } i_{\text{comp.}} \end{aligned}$$

Un des objectifs des bases de données étant de pouvoir agréger les données à différents niveaux, les bases de données comprennent plusieurs colonnes (voir tableau III-1), chacune caractérisant le sous-compartiment échantillonné, s'il y a lieu, par :

- | | | |
|---|---|---|
| - le numéro du plant (<i>Plant</i>) | → | <u>variabilité entre plants du même stade</u> |
| - le numéro du stade phénologique (<i>Stade</i>) | → | <u>variabilité temporelle</u> |
| - la partie, aérienne ou sous-terrine, à laquelle il appartient (<i>Partie</i>) | → | <u>variabilité spatiale entre compartiments</u> |
| - le grand type de compartiment (<i>TypeOrg</i>) | | |
| - le compartiment correspondant (<i>Organe</i>) | | |
| - le compartiment déterminé par l'état de l'Ucn portée par le rameau (<i>OrgEtatUcn</i>), | | |
| - l'état de l'Ucn seul (<i>Etat</i>) | | |

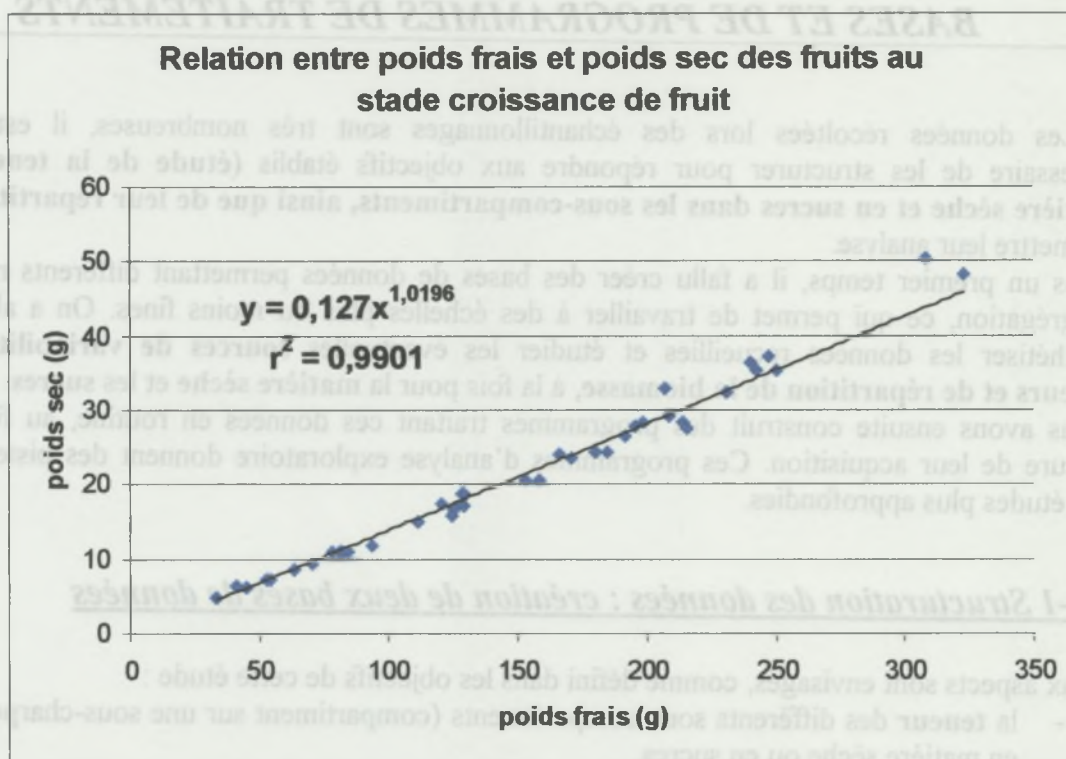


Figure III-1 : Relation entre poids frais et poids sec des fruits au stade croissance de fruits

L'équation de la régression puissance permet d'estimer le poids sec de n'importe quel fruit du stade à partir de son poids frais, à condition que ce dernier se trouve dans la gamme expérimentale.

- la charpentière dont il dépend (*Charpentiere*)
 - la sous-charpentière, unité de rattachement de base, à laquelle il se rapporte (*UnitRatach*)
- variab. spatiale entre sous- charpentières

Ces caractérisations permettent de regrouper des sous-compartiments entre eux selon le niveau d'analyse souhaité, par exemple pour étudier des sources de variabilité dans les teneurs en matière sèche ou en sucres.

III-2 Estimation des données manquantes ou partielles

Certaines données manquent et doivent être estimées:

- les teneurs en matière sèche après séchage à l'étuve de certains sous-compartiments
- les poids secs de la plupart des fruits
- la teneur en sucre moyenne sur toute leur longueur des grosses racines.

III-2-1 Teneurs en matière sèche

Certains sous-compartiments avaient une masse très faible. Il n'a alors pas été possible de constituer une aliquote destinée à l'étuve pour déterminer leur teneur en matière sèche. Elle a alors été estimée par la moyenne des teneurs trouvées pour le même compartiment, sur les autres sous-charpentières de l'arbre.

III-2-2 Poids sec des fruits

Tous les fruits ont été pesés en frais sur les plants arrachés au stade croissance de fruit et fin de récolte. Cependant, le poids sec n'a été déterminé que sur certains d'entre eux..

➤ Stade croissance de fruits

Quarante fruits couvrant une large gamme de poids frais ont été séchés à l'étuve afin de déterminer leur teneur en matière sèche et leur poids sec.

On a alors pu déterminer une relation entre poids frais et poids sec du fruit, pour ce stade (figure III-1) :

$$y = 0,127x^{1,0196} \quad (r^2=0,99,)$$

Ce résultat montre que la teneur en matière sèche moyenne d'un fruit à ce stade est voisine de 12,7%, quelque soit son poids frais.

L'estimation du poids sec des autres fruits récoltés sur l'arbre est faite à partir de cette équation.

Douze fruits ont aussi été échantillonnés et lyophilisés pour l'analyse des sucres, ce qui a permis de déterminer leur teneur en matière sèche après lyophilisation. On a vérifié qu'il n'existe pas de différences significatives dans les résultats obtenus par les deux méthodes de séchage.

➤ Stade fin de récolte

Onze fruits ont été échantillonnés pour l'analyse des sucres. Pour chacun d'eux, on a relevé :

- la contribution de chaque constituant à la masse fraîche totale du fruit
- les teneurs en matière sèche après lyophilisation de chaque constituant (épiderme, pulpe, graine)

On détermine la teneur en matière sèche globale du fruit par la moyenne pondérée des teneurs des différents constituants :

$$\%MS_{\text{global}} = \sum_i (\%MS_i * \%i / 100) \quad i = \{\text{épiderme, pulpe, graine}\}$$

où $\%MS_i$ = teneur en matière sèche du constituant i
 $\%i$ = contribution du constituant i à la fraîche totale du fruit

On obtient alors une teneur en matière sèche moyenne après lyophilisation de 24,2% pour les fruits au stade de récolte « point jaune ».

La méthode de séchage n'influençant pas la teneur en matière sèche du fruit au stade croissance de fruit, on suppose qu'il en est de même au stade fin de récolte. Le poids sec des autres fruits récoltés au stade point jaune, et dont on connaît le poids frais individuel, est estimé à l'aide de cette teneur moyenne de 24,2%.

III-2-3 Teneur en sucre moyenne des grosses racines

Les teneurs en sucres sont déterminées à deux endroits sur les grosses racines : à 2 mètres de la souche (RG2m) et à 10 cm de la souche, soit près du pivot (RGpp). La masse de grosses racines a été calculée pour l'ensemble de ce type racinaire. Pour avoir la masse de sucre contenue dans les grosses racines, il faut donc une teneur en sucres moyenne dans les grosses racines.

En posant comme hypothèse que la variation des teneurs est linéaire le long des grosses racines, on estime leur teneur moyenne en sucre par la moyenne des teneurs à 2 mètres et près des pivots :

$$t(S_i)_{RG} = (t(S_i)_{RG2m} + t(S_i)_{RGpp}) / 2$$

où $t(S_i)$: teneur en sucre i = titre massique du sucre i

Ainsi, on peut calculer la masse de sucre contenue dans les grosses racines :

$$m(S_i)_{RG} = m(RG) * t(S_i)_{RG}$$

où $m(S_i)_{RG}$: masse de sucre i dans les grosses racines

$m(RG)$: masse sèche des grosses racines

III-3 Premiers programmes de traitement des bases de données

Ces premiers programmes permettent d'effectuer des analyses exploratoires sur les différentes sources de variabilités potentielles des teneurs et répartitions de biomasse. Ils présentent des graphiques (boxplots, graphiques empilés, graphiques en secteurs...) et des tableaux récapitulatifs.

Ces résultats peuvent être approfondis ensuite par d'autres analyses et des tests statistiques si nécessaires.

➤ Etude des teneurs en matière sèche et en sucres selon différents niveaux de regroupement des compartiments :

Dans un premier temps, on se propose d'étudier la teneur en matière sèche ou en sucres avec différents niveaux de regroupement, plus ou moins fins : partie aérienne ou souterraine, par grand type de compartiment, par compartiment...

Un premier programme tourne alors en boucle sur les différents plants et sucres et demande en entrée la variable à étudier (teneur en matière sèche ou teneur en sucre) et le niveau de regroupement choisi (Partie, TypeOrg, Organe...). Il utilise *BaseSucres* pour les teneurs en sucres, et *BaseBiomasse* pour les teneurs en matière sèche.

Un deuxième programme montre la répartition de la biomasse sèche ou de la biomasse en sucres entre groupes de compartiments, toujours selon différents niveaux de regroupement, choisi dès le lancement du programme. Il tourne également en boucle sur tous les sucres et tous les plants présents dans *BaseBiomasse*.

➤ Variabilité entre lieux de prélèvement autour de l'arbre :

Un troisième programme, en boucle sur tous les sucres étudiés permet d'envisager l'évolution des teneurs en sucres autour de l'arbre (variation radiale), pour des compartiments proches (grosses racines échantillonnées à 2 mètres et près des pivots, racines fines et moyennes). Il utilise *BaseSucres*.

➤ Variabilité entre plants d'un même stade :

Enfin, un dernier programme exploratoire permet de visualiser sur un même graphique les distributions de la teneur en sucres entre compartiments, superposée pour les trois arbres du même stade. Il tourne également en boucle sur tous les sucres et les stades étudiés, à partir de *BaseSucres*.

Dès que de nouvelles données de matière sèche ou d'analyses de sucres seront disponibles, ces programmes permettront d'avoir directement des premiers résultats exploratoires sur ces nouveaux stades ou compartiments à étudier.

Compartiment	C9	A9	A10	B10	B9
R8	ns	$t=4.03$ $P=0.03$	ns	ns	$t=3.38$ $P=0.03$
Rmo	ns	ns	ns	$t=7.38$ $P=0.00$	$t=4.52$ $P=0.01$
RG	$t=5.78$ $P=0.03$	$t=5.52$ $P=0.01$	$t=5.52$ $P=0.01$		$t=30.63$ $P=0.01$
CHAR	$t=12.03$ $P=0.01$				
N1	$t=13.04$ $P=0.01$	$t=8.57$ $P=0.01$	$t=9.37$ $P=0.01$	$t=9.78$ $P=0.01$	ns
N2	$t=12.63$ $P=0.01$	$t=8.69$ $P=0.01$	$t=9.81$ $P=0.01$	$t=7.48$ $P=0.01$	$t=7.71$ $P=0.01$
N3	$t=5.15$ $P=0.05$	ns	$t=5.83$ $P=0.03$	ns	$t=5.46$ $P=0.04$
FN3	ns	$t=4.19$ $P=0.01$	ns	ns	ns
Uen-1	$t=5.47$ $P=0.04$	ns	ns	ns	ns
Fuen-1	ns	ns	ns	ns	ns
Uen	ns	ns	ns	veg : $t=4.31$ $P=0.01$ fin : ns	fin : $t=3.40$ $P=0.03$ veg : ns
FLen	ns	ns	ns	ns	ns
Uen+1				veg : ns	veg : ns
FLen+1				veg : ns	veg : ns
BID	ns				
IE	ns				
PF	$t=3.87$ $P=0.01$				
R1			ns	$t=3.87$ $P=0.01$	

Tableau IV-1 : Différences entre teneurs en matière sèche déterminées par séchage à l'étuve et par lyophilisation : résultats des tests de Student
Seuls les compartiments répétés au moins trois fois (et donc statistiquement exploitables) sont présentés.
ns : test non significatif au seuil de 5%

Plant C9

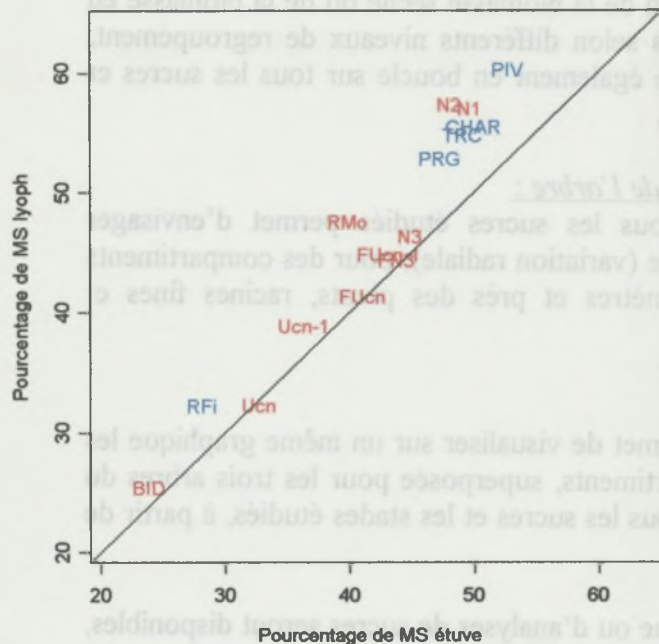


Figure IV-1 : Comparaison entre les teneurs en matière sèche des différents compartiments, déterminées après séchage à l'étuve (Pourcentage de MS étuve) et après lyophilisation (Pourcentage de MS lyoph) pour le plant C9

Les compartiments repérés en bleu possèdent moins de trois échantillons et ne peuvent donc pas être traités statistiquement.

La première bissectrice permet de visualiser l'égalité des pourcentages.

Des graphiques similaires sur les autres plants étudiés sont présentés en annexe 2

Compartiment	C9	A9	A10	B10	B9
Rfi		$t=-4,02$ $P=0,02$	ns	ns	$t=3,38$ $P=0,03$
Rmo	ns	ns	ns	$t=-7,36$ $P=0,00$	$t=4,22$ $P=0,01$
RG		$t=3,78$ $P=0,03$	$t=6,52$ $P=0,01$		$t=20,63$ $P<0,01$
CHAR		$t=-12,02$ $P<0,01$			
N1	$t=-13,04$ $P<0,01$	$t=-6,27$ $P<0,01$	$t=-9,27$ $P<0,01$	$t=-9,78$ $P<0,01$	ns
N2	$t=-15,63$ $P<0,01$	$t=-6,69$ $P<0,01$	$t=-9,81$ $P<0,01$	$t=-7,48$ $P<0,01$	$t=-7,71$ $P<0,01$
N3	$t=-2,45$ $P=0,05$	ns	$t=-2,82$ $P=0,03$	ns	$t=2,46$ $P=0,04$
FN3	ns	$t=-4,19$ $P<0,01$	ns		ns
Ucn-1	$t=-2,47$ $P=0,04$	ns	ns		ns
Fucn-1	ns	ns	ns		ns
Ucn	ns	ns	ns	veg : $t=-4,53$ $P=0,01$ fru : ns	fru : $t=3,40$ $P=0,03$ veg, flo : ns
FUCn	ns	ns	ns		ns
Ucn+1					veg : ns
FUCn+1					veg, flo : ns
BID	ns				
IE		ns			
PF		$t=-3,67$ $P=0,01$			
RI			ns	$t=3,87$ $P=0,02$	

Tableau IV-1 : Différences entre teneurs en matière sèche déterminées par séchage à l'étuve et par lyophilisation : résultats des test de Student

Seuls les compartiments répétés au moins trois fois (et donc statistiquement exploitables) sont présentés.

ns : test non significatif au seuil de 5%

IV- ETUDE DE LA TENEUR EN MATIERE SECHE

Déterminer la teneur en matière sèche sert à estimer le poids sec de chaque sous-compartiment échantillonné à partir de son poids frais et d'en tirer les quantités de sucres présentes.

Deux méthodes de séchage ont permis de déterminer la teneur en matière sèche d'un sous-compartiment : la lyophilisation et l'étuve. Dans un premier temps, il est donc important de comparer les résultats obtenus par ces deux méthodes.

Mais l'étude de la teneur en matière sèche en elle-même présente aussi un intérêt, par la recherche des différentes sources de variabilités de cette teneur :

- variabilité entre compartiments
- variabilité entre plants d'un même stade
- variabilité entre stades

Les conclusions relatives aux deux dernières sources de variabilités permettront éventuellement de faire des moyennes sur l'ensemble des plants d'un même stade ou l'ensemble des stades. La variabilité entre compartiments sera alors envisagée après celles-ci, afin d'avoir les conclusions les plus générales possibles.

Enfin, on étudiera l'effet de l'état reproducteur ou végétatif de l'unité de croissance au cours du cycle sur les teneurs en matière sèche des compartiments proches (Ucn-1, FUcn-1, Ucn, FUcn).

IV-1 Comparaison des deux méthodes de séchage : lyophilisation et étuve

IV-1-1 Différences entre méthodes de séchage

Sur les cinq plants étudiés (C9, A9, A10, B10, B9) et pour les compartiments répétés au moins trois fois, des différences entre la teneur en sèche obtenu après séchage à l'étuve et après lyophilisation apparaissent (figure IV-1, tableau IV-1):

- significatives pour les grosses racines
- hautement significatives pour les charpentières, le bois N1 et N2
- mais pas ou peu significatif au seuil des 5% pour le bois N3.

Les valeurs obtenues après lyophilisation sont plus élevées que celles obtenues après séchage à l'étuve.

Sur chaque plant, pour les compartiments insuffisamment répétés pour leur appliquer un test, on remarque tout de même une forte différence de teneurs entre les deux méthodes de séchage. Les charpentières, le tronc, le porte-greffe, la souche et le pivot ont une teneur en matière sèche obtenue par lyophilisation bien supérieure à celle obtenue par séchage à l'étuve.

Dans les deux cas, des différences apparaissent lorsque le type d'échantillon utilisé pour les deux méthodes de séchage est différent : carotte pour la lyophilisation ou section de branche pour l'étuve. Il s'agit donc de déterminer si les différences observées sont imputables à la méthode de séchage ou au type d'échantillon.

Méthode de séchage	Compartiment de bois	Type d'échantillon	
		carotte	section
lyophilisation	N1	51,80 (0,79) A	47,54 (1,16) B
	N2	51,59 (2,22) A	45,22 (2,33) B
étuve	N1	52,66 (2,31) A	48,36 (1,29) B
	N2	51,42 (1,89) A	46,87 (1,80) B

Tableau IV-2 : Effet de la méthode de séchage et du type d'échantillon sur les teneurs en matière sèche dans les bois N1 et N2

Le tableau présente les moyennes et entre parenthèses l'écart-types correspondants. Les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 5% (test de Tukey de comparaison multiple des moyennes).

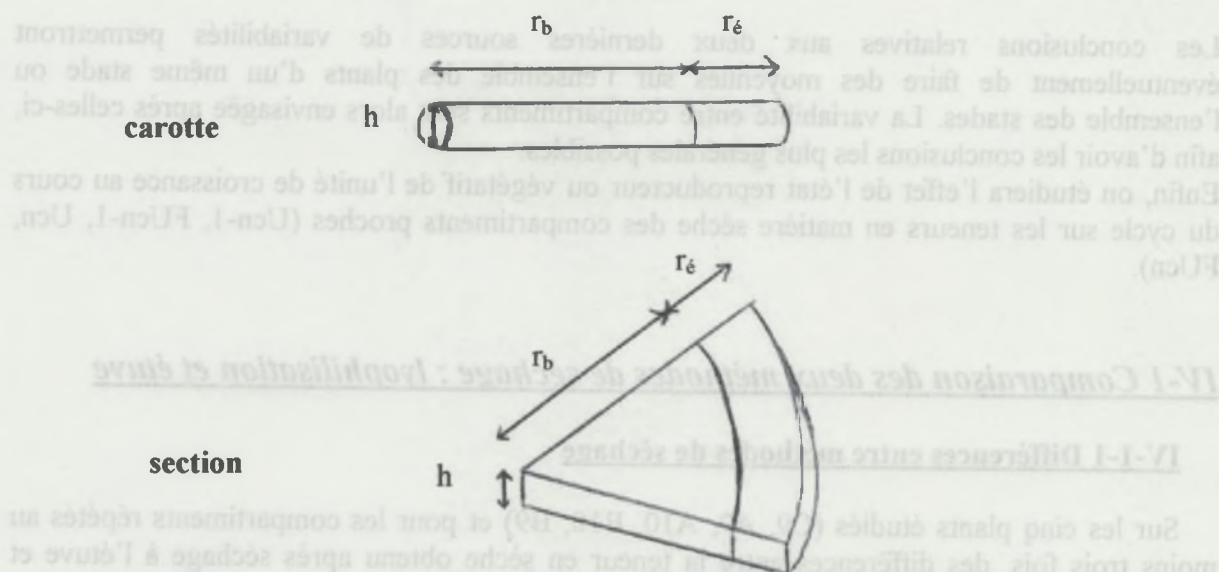


Figure IV-2 : Schéma des deux types d'échantillons : carotte et section de branche

Mode de séchage	Niveau du bois	bois	écorce
lyophilisation	N1	52,60 (1,04) A	35,31 (2,40) B
	N2	51,39 (2,12) A	35,75 (2,30) B
étuve	N1	53,05 (1,20) A	35,17 (1,21) B
	N2	51,71 (1,82) A	35,21 (1,33) B

Tableau IV-3 : Effet de la méthode de séchage et du niveau de bois considéré sur les teneurs en matière sèche du bois et de l'écorce

Le tableau présente les moyennes et entre parenthèses l'écart-types correspondants. Les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 5% (test de Tukey de comparaison multiple des moyennes).

IV-1-2 Effet de la méthode de séchage et du type d'échantillon

Les résultats de l'expérimentation, effectuée sur les bois N1 et N2 montrent un effet hautement significatif du type d'échantillon ($F=40,83$ $P<0,01$ pour le bois N1, $F=34,82$ $P<0,01$ pour le bois N2), mais aucun effet de la méthode de séchage, ni de leur interaction. Les teneurs en matière sèche des carottes sont supérieures à celles des sections quelle que soit la méthode de séchage utilisée. (tableau IV-2 et annexe 3).

Par ailleurs, le bois a une teneur en matière sèche (52%) bien supérieur à celle de l'écorce (35,4%) (tableau IV-3 et annexe 4). Aucun effet de la méthode de séchage ou du compartiment de bois considéré (niveau N1 ou N2) sur les teneurs en matière sèche du bois et de l'écorce n'est mis en évidence.

Une hypothèse permettant d'expliquer les différences observées entre types d'échantillon est que la proportion d'écorce est supérieure dans la section à ce qu'elle est dans la carotte. Supposons une carotte, prélevée suivant un rayon dans le branche, et une tranche de même épaisseur h (h = diamètre de la carotte = largeur de la section) (figure IV-2) :

soient r_b , le rayon correspondant au bois dans la branche
 r_e , le complémentaire de r_b au rayon total de la branche, c'est-à-dire l'épaisseur de l'écorce sur la branche
 V_e et V_b , les volumes d'écorce et de bois de l'échantillon.
 R_c et R_s , les rapports V_e / V_b de la carotte et de la section

$$\text{pour une carotte : } V_e = \pi (h/2)^2 r_e \quad V_b = \pi (h/2)^2 r_b$$

$$\text{donc : } R_c = r_e / r_b$$

$$\text{pour une section complète : } V_b = \pi r_b^2 h$$

$$V_e = V_{\text{total}} - V_b$$

$$= \pi (r_b + r_e)^2 h - \pi r_b^2 h$$

$$= \pi r_e^2 h + 2 \pi r_b r_e h$$

$$\text{donc : } R_s = (r_e / r_b)^2 + 2 (r_e / r_b)$$

en posant comme hypothèse que le rapport r_e / r_b est homogène dans un sous-compartiment et donc identique pour tous les échantillons prélevés, on la relation suivante :

$$(1) \quad R_s = R_c^2 + 2 R_c$$

Cette relation signifie que dans une section de compartiment ligneux, la proportion d'écorce, en volume, est supérieure à ce qu'elle est dans une carotte prélevée suivant un rayon de ce compartiment.

Ces différences de structure entraînent une teneur en matière sèche plus élevée dans la carotte que ce qu'elle est dans la section, vu les différences teneurs en matière sèche du bois et de l'écorce.

IV-1-3 Choix de la valeur à utiliser : teneur en matière sèche après séchage à l'étuve

La section est le type d'échantillon qui respecte le mieux la structure des compartiments ligneux (rapport bois-écorce conservé). Nous avons donc choisi d'étudier les **valeurs des teneurs en matière sèche** obtenues sur des sections de compartiments ligneux, et donc, dans notre essai, obtenues après séchage à l'étuve.

Ces teneurs ont été utilisées pour l'estimation de la **biomasse sèche** des différents compartiments et son étude sur les arbres excavés.

Pour l'ensemble des arbres échantillonnés, les **biomasses en sucres** de chaque compartiment sont déterminées à l'aide des teneurs en sucres de chaque compartiment, de leur teneur en matière sèche et de leur poids frais (estimé par des manipulations à venir pour les arbres non excavés).

Pour les arbres non excavés, nous ne possédons que les teneurs en matière sèche obtenues par lyophilisation. Pour les compartiments ligneux qui sont échantillonnés par carotte pour cette méthode de séchage (grosses racines échantillonnées près des pivots, pivots, souche, porte-greffe, tronc, charpentière, branche N1 et N2) nous avons donc une teneur en matière sèche biaisée par le type d'échantillon.

Il est cependant possible, grâce à la relation (1), de déterminer la teneur en matière sèche de la section à partir de celle de la carotte.

soient $\%MS_{éch}$, la teneur en matière sèche de l'échantillon
 $\%MS_{écorce}$ et $\%MS_{bois}$, les teneurs en matière sèche de l'écorce et du bois
 $V_é$ et V_b , les volumes d'écorce et de bois de l'échantillon.
 $R_{éch}$, le rapport $V_é / V_b$ de l'échantillon

quelque soit le type d'échantillon,

$$\%MS_{éch} = [V_b \cdot \%MS_{bois} / (V_b + V_é)] + [V_é \cdot \%MS_{écorce} / (V_b + V_é)]$$

en divisant par V_b , on obtient :

$$\begin{aligned} \%MS_{éch} &= [\%MS_{bois} / (1 + R_{éch})] + [R_{éch} \cdot \%MS_{écorce} / (1 + R_{éch})] \\ &= (\%MS_{bois} + R_{éch} \cdot \%MS_{écorce}) / (1 + R_{éch}) \end{aligned}$$

soient $\%MS_{(c)}$, la teneur en matière sèche de la carotte,
 $\%MS_{(s)}$, la teneur en matière sèche de la section de branche,
 R_c et R_s , les rapports $V_é / V_b$ de la carotte et de la section

Connaissant $\%MS_{(c)}$, $\%MS_{écorce}$ et $\%MS_{bois}$, on a un système à trois équations et trois inconnues (en bleu) :

$$(1) \quad R_s = R_c^2 + 2 R_c$$

$$(2) \quad \%MS_{(c)} = (\%MS_{bois} + R_c \cdot \%MS_{écorce}) / (1 + R_c)$$

$$(3) \quad \%MS_{(s)} = (\%MS_{bois} + R_s \cdot \%MS_{écorce}) / (1 + R_s)$$

dont la résolution donne (voir démonstration en annexe 5):

$$\%MS_{(s)} =$$

$$\frac{\%MS_{bois} (\%MS_{(c)} - \%MS_{écorce})^2 + \%MS_{écorce} (\%MS_{bois} - \%MS_{(c)}) (\%MS_{(c)} + \%MS_{bois} - 2 \%MS_{écorce})}{(\%MS_{bois} - \%MS_{écorce})^2}$$

Malheureusement, les données récoltées lors de l'essai complémentaire (teneurs en matière sèche d'une carotte et d'une section pour une même branche) n'ont pas permis de vérifier cette relation.

stade 5 : flush végétatif

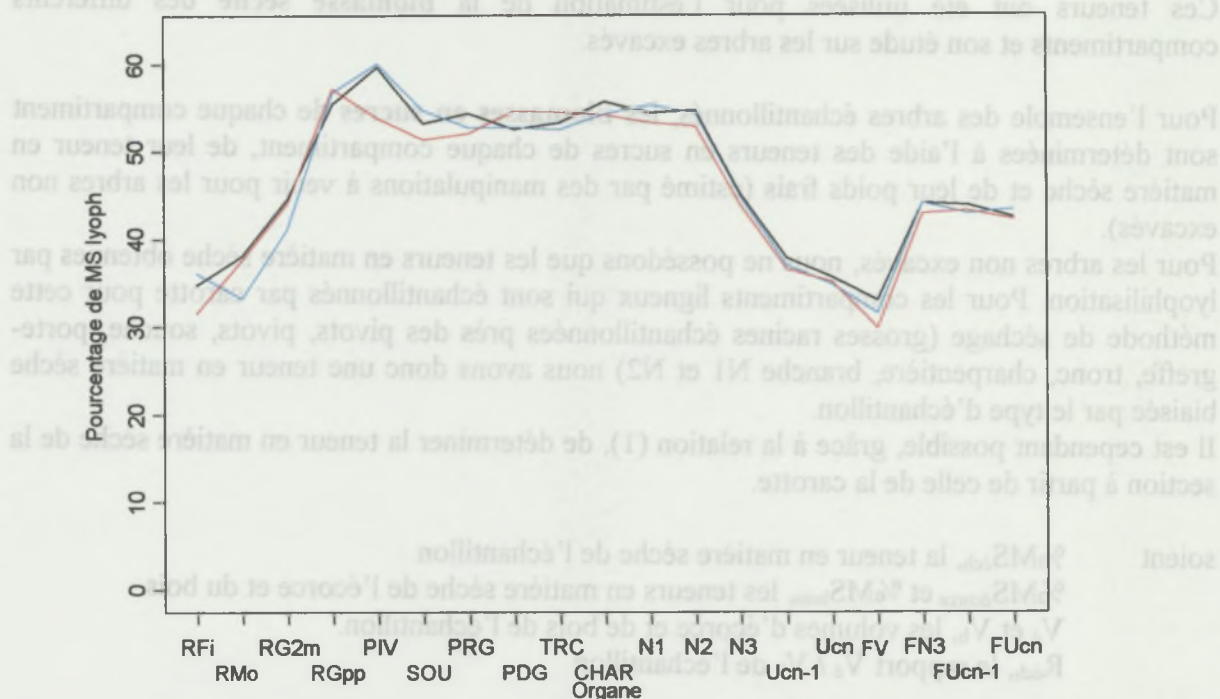


Figure :IV-3 : Variation des teneurs en matière sèche des différents compartiments après lyophilisation entre plants d'un même stade (stade flush végétatif)

L'axe des abscisses présente les compartiments des racines fines aux feuilles des Ucn.

Seules les valeurs des compartiments à partir du niveau 1 sont les moyennes de plusieurs échantillons.

Des graphiques similaires pour les autres plants étudiés sont présentés en annexe 6.

Stade	1	2	3	4	5
Plant	Df=2 F=4,6903 P=0,0136	Df=2 F=10,6459 P<0,01	Df=2 F=4,6994 P=0,0100	Df=2 F=8,7508 P<0,01	ns
Compartiment	Df=4 F=603,1025 P=0	Df=8 F=798,7271 P=0	Df=8 F=494,9532 P=0	Df=7 F=252,4249 P=0	Df=8 F=238,0259 P=0
Plant X Compartiment	ns	Df=16 F=2,0855 P=0,0162	Df=16 F=2,0484 P=0,0115	Df=14 F=2,9290 P<0,01	ns

Tableau IV-4 : Effet du plant et du compartiments sur la teneur en matière sèche après lyophilisation pour chaque stade

ns : test non significatif au seuil de 5%

L'hypothèse de départ selon laquelle la proportion de bois et d'écorce est homogène dans un sous-compartiment (et donc identique pour tous les échantillons prélevés) peut être remise en cause. Des imprécisions de mesures pour les quatre valeurs prises en compte ($\%MS_{(c)}$, $\%MS_{(s)}$, $\%MS_{\text{écorce}}$ et $\%MS_{\text{bois}}$) peuvent expliquer que l'on ne retrouve pas la relation établie.

IV-2 Effet du plant sur la teneur en matière sèche pour un même stade phénologique

Avant de pouvoir déterminer la teneur en matière sèche moyenne de chaque compartiment, pour un stade phénologique, il est nécessaire d'étudier l'effet du plant sur cette teneur en matière sèche.

Nous utilisons ici les données des trois arbres échantillonnés à chaque stade, afin d'avoir trois échantillons pour chaque compartiment. Pour les arbres restés en place, seule la teneur en matière sèche obtenue par lyophilisation est disponible, c'est donc cette valeur qui a été utilisée pour les trois arbres.

Il ne s'agit ici que d'une comparaison entre arbres, l'introduction d'un biais dû à la méthode d'estimation de la teneur en matière sèche (pour les compartiments ligneux, dont l'échantillon est une carotte), que l'on suppose identique pour tous les arbres, ne pose donc pas de problèmes.

Pour chaque arbre, on calcule la moyenne de la teneur en matière sèche de chaque compartiment à partir des données des sous-compartiments. A chaque stade, les courbes de ces moyennes, superposées pour les trois arbres se recoupent (figure IV-3 et annexe 6).

Cependant un effet du plant aux quatre premiers stades ressort des analyses statistiques (effectuées sur les compartiments répétés au moins trois fois), ainsi qu'un très fort effet du compartiment pour tous les stades (tableau IV-4). L'analyse compartiment par compartiment de cet effet du plant ne fait apparaître aucun schéma général. Les compartiments affectés sont de types différents. Pour un même compartiment, l'effet du plant peut être significatif pour un stade mais pas pour les autres.

On peut donc conclure qu'un effet du plant ressort de ces analyses, mais ponctuel. Il s'applique à des compartiments ou types de compartiments différents et n'est probablement imputable qu'à une variabilité dans les échantillonnages.

On considérera donc pour la suite qu'il n'existe pas de différences de teneur en matière sèche entre plants du même stade. On peut alors calculer une **teneur moyenne en matière sèche par stade pour chaque compartiment**.

IV-3 Effet du stade phénologique sur la teneur en matière sèche

On travaille sur les teneurs en matière sèche moyennes des compartiments pour chaque stade. Les teneurs utilisées sont celles obtenues après lyophilisation afin d'avoir des répétitions au sein de chaque stade. Pour les mêmes raisons que précédemment, l'introduction de ce biais pour certains échantillons, que l'on suppose identique pour tous les stades, n'est pas gênant.

Pour les racines (des racines moyennes aux pivots), on note une diminution de la teneur en matière sèche entre les stades croissance de fruits et fin de récolte (figure IV-4). Cette

Evolution des teneurs en matière sèche au cours des stades

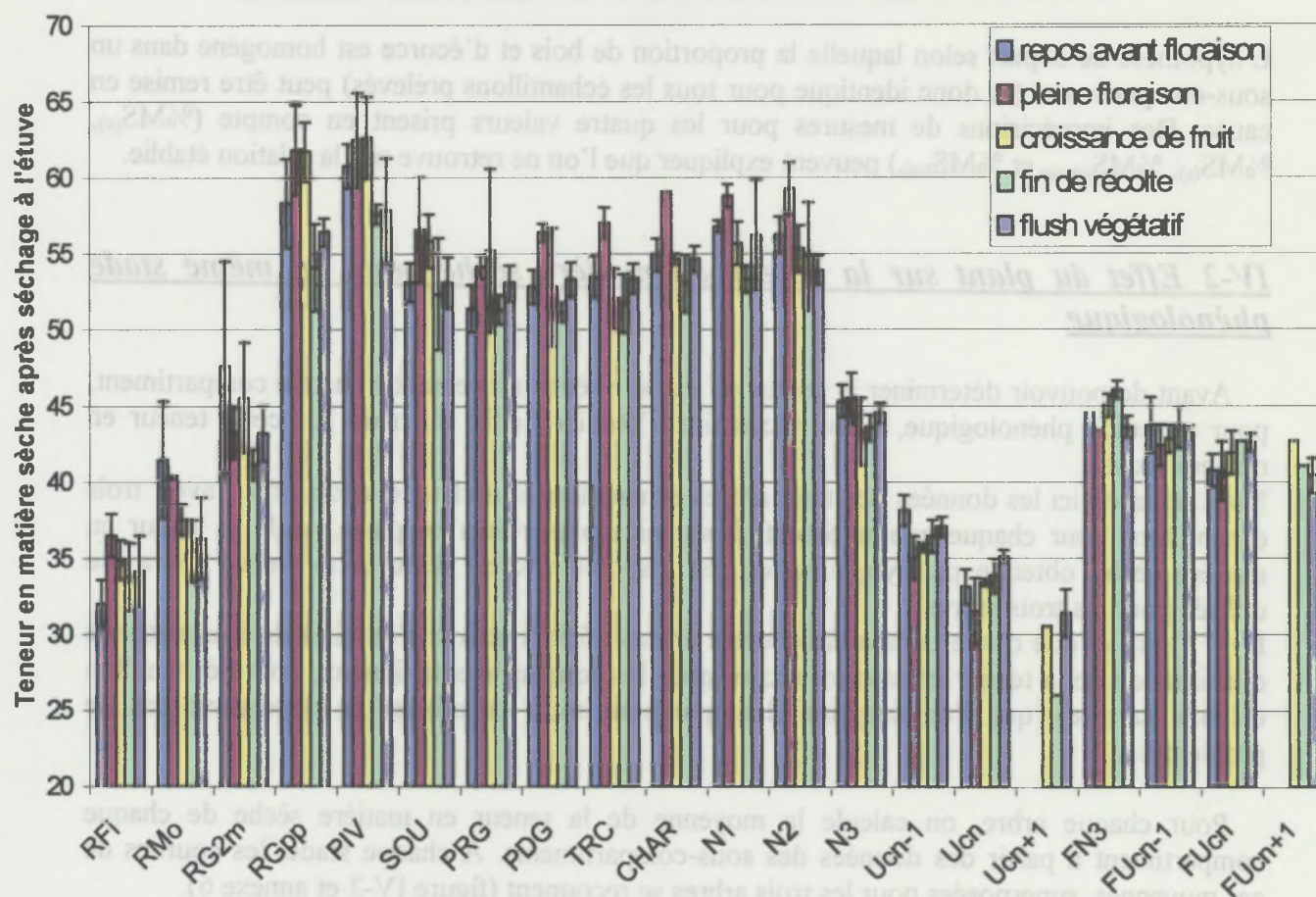


Figure IV-4 : Evolution des teneurs moyennes en matière sèche après lyophilisation entre stades phénologiques, pour les cinq arbres arrachés

facteur	Df	F	P
Stade	4	24,0544	0
Compartiment	18	308,8199	0
Stade : Compartiment	70	2,2466	<0,01

Tableau IV-5 : Effet du stade phénologique et du compartiment sur la teneur en matière sèche après lyophilisation, pour les organes présents dans au moins trois stades

diminution est significative pour les racines moyennes ($F=3,66$ $P=0,043$) et les grosses racines proches du pivot ($F=5,61$ $P=0,012$).

Pour tous les autres compartiments, il n'apparaît pas de différence nette entre stades (figure IV-4). Cependant, les tests statistiques (effectués sur les compartiments présents dans au moins trois stades) mettent en évidence un effet du stade, et encore une fois du compartiment (tableau IV-5). Comme au paragraphe précédent, aucun schéma général ne se détache des analyses compartiment par compartiment. Les compartiments pour lesquels le stade aurait une influence sont de types variés (bois N1, bois N3, feuilles N3 et Ucn, tronc, Ucn-1). L'évolution au cours des stades de la teneur en matière sèche est différente pour chacun.

On peut donc conclure que les différences entre stades mises en évidence par les tests sont ponctuelles : pour certains compartiments, de types variés. Les écarts-types des teneurs en matière sèche de certains compartiments pour certains stades étant assez faibles, il est facile d'aboutir à un effet statistiquement significatif du stade. Il ne correspond pas forcément à une différence notable de moyenne.

Les faibles différences observées au niveau des racines ne seront pas prises en compte par soucis de simplification. Pour la suite des analyses, on considèrera alors qu'il n'y a pas de différences significatives de teneurs en matière sèche entre stades, quelque soit le compartiment. On peut alors utiliser une **teneur en matière sèche moyenne des compartiments, calculée sur tous les stades**.

IV-4 Effet du compartiment sur la teneur en matière sèche

On a conclu dans les deux paragraphes précédents qu'il n'y a pas d'effet du plant ou du stade phénologique sur la teneur en matière sèche des compartiments.

Pour les compartiments ligneux, ceci a été établi à partir des teneurs en matière sèche de carottes prélevées dans ces compartiments. Ces conclusions peuvent être élargies aux teneurs en matière sèche de sections de ces mêmes compartiments. On utilise donc ces valeurs, afin de ne pas surestimer les teneurs en matière sèche.

On peut alors étudier les différences de teneurs en matière sèche entre compartiments, indépendamment du plant et du stade, différences qui ont été clairement mises en évidence dans les analyses statistiques des deux paragraphes précédents.

La teneur en matière sèche des sections des organes ligneux n'étant disponible que pour les plants excavés, les analyses ne prennent ici en compte que ces cinq arbres.

➤ Partie ligneuse

La figure IV-5 met en évidence un groupe de compartiments aux teneurs en matière sèche élevées. Ce sont les parties ligneuses les plus anciennes : du pivot au bois de niveau 3. Les teneurs moyennes de ces compartiments ne sont pas significativement différentes entre elles, sauf entre les pivots et le bois de niveau 3.

Ce résultat implique que lors de prochains échantillonnages, un seul prélèvement sera nécessaire pour déterminer la teneur en matière sèche de la zone allant de la souche au bois de niveau 2.

Les pivots est le compartiment dont la teneur en matière sèche la plus élevée à l'échelle de la plante, avec une moyenne de 53,6% sur les cinq arbres.

Le bois de niveau 3 a une teneur en matière sèche en moyenne plus faible que le groupe de compartiments allant de la souche au bois de niveau 2, bien que la différence n'apparaisse pas

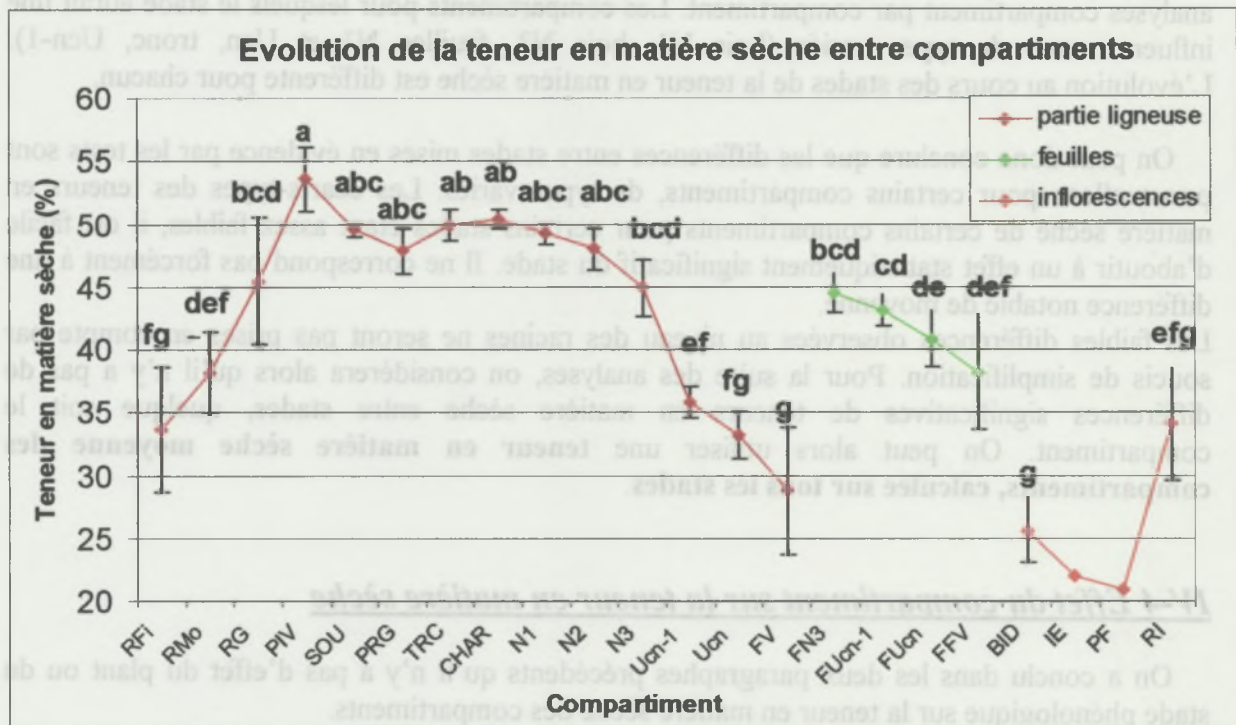


Figure IV-5 : Teneurs en matière sèche après séchage à l'étuve, par compartiment

Les courbes représentent les moyennes sur les cinq arbres arrachés, avec les écart-types correspondants.

Les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 5% (test de Tukey de comparaison multiple des moyennes).

significative. Sur le plant B9, ce compartiment a une teneur élevée (48,16% alors que pour les autres arbres on trouve entre 42 et 45,3%), ceci doit expliquer que le test ne soit pas significatif.

Aussi bien pour la partie racinaire que pour la partie aérienne, les teneurs en matière sèche diminuent vers les compartiments les plus jeunes : des grosses racines aux racines fines et des unités de croissance antérieure au cycle actuel aux nouvelles pousses végétatives.

Les compartiments les plus vieux sont en effet plus lignifiés, et la part de bois mort, aux vaisseaux sans sève, y est plus importante.

Les teneurs du bois de niveau 3 sont par ailleurs très variables selon les sous-charpentières pour un arbre donné (résultats non présentés). Ce type de bois est le compartiment échantillonné le plus «long». On a regroupé dans la catégorie «bois N3», tout ce qui était au-dessus du bois N2 et en-dessous des Ucn-1. Ce compartiment contient donc du bois très hétérogène, ce qui rend l'échantillonnage lui aussi très hétérogène, selon l'emplacement exact du prélèvement.

De même, les pousses végétatives ont une teneur en matière sèche très variable entre sous-charpentières et plants car elles peuvent être d'âges différents.

➤ Feuilles

Leur teneur en matière sèche diminue avec leur âge (FN3, FUCn-1, FUCn, FFV).

Les feuilles N3 n'ont pas une teneur en matière sèche significativement différente de celle du bois de niveau 3. A l'inverse, les feuilles d'unités de croissance Ucn-1 et Ucn sont toujours plus riches en matière sèche que les unités de croissance correspondantes (y compris les feuilles de pousses végétatives).

On s'attendrait intuitivement à l'inverse, mais le bois de manguier est très riche en canaux latifères et les unités de croissance Ucn-1 et Ucn sont constituées en majeure partie de bois jeune, aux vaisseaux xylémiens tous conducteurs. En conséquence, leur teneur en eau est élevée, et donc leur teneur en matière sèche assez faible. Les feuilles ont une cuticule épaisse, ce qui augmente leur teneur en matière sèche.

On ne retrouve pas cette différence de teneurs entre le bois et les feuilles du niveau 3. Ce type de bois est plus lignifié et la part occupée par les vaisseaux conducteurs du xylème y est beaucoup plus faible, ce qui tend à augmenter la teneur en matière sèche et à la rendre voisine de celle de ses feuilles.

On note ici aussi une forte variabilité des teneurs en matière sèche des feuilles de pousses végétatives. Comme pour les unités de croissance, ces feuilles peuvent être d'âges différents.

➤ Inflorescences

Ces compartiments ont les teneurs en matière sèche les plus faibles, d'autant plus faibles que l'organe est développé (des bourgeons en débourrement, BID, aux inflorescences en élongation, IE, puis à celles en pleine floraison, PF).

Le bourgeon est en fait un condensé de l'inflorescence. Toutes les cellules ou presque y sont déjà formées. Le développement de l'inflorescence ne correspond qu'à un gonflement des tissus par l'eau. L'organe développé a donc une teneur en matière sèche inférieure à celle du bourgeon.

Teneurs en matière sèche par organe et type d'Ucn dont il dépend

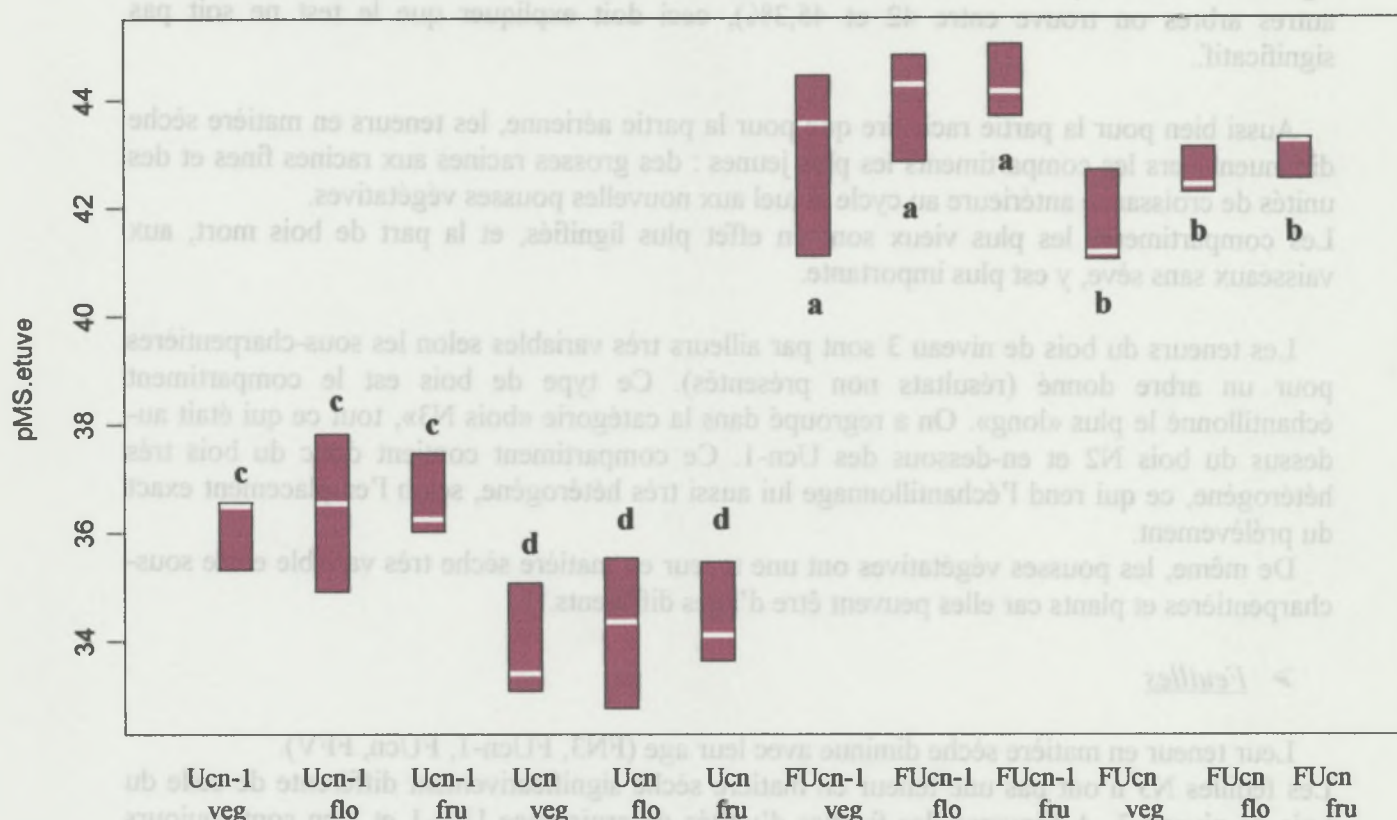


Figure IV-6 : Teneur en matière sèche après séchage à l'étuve (moyenne sur les arbres

A10, B10, B9)

Le box délimite les premiers et troisièmes quartiles de la répartition de ces teneurs. La ligne blanche représente la médiane.

Les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil des 5% (test de Tukey de comparaison multiple des moyennes).

facteur	Df	F	P
Etat	2	2,4491	0,1076675
Compartiment	3	179,6964	0
Etat : Compartiment	6	0,1709	0,9821776

Tableau IV-6 : Effet de l'état de l'unité de croissance porteuse au cycle précédent et du compartiment sur la teneur en matière sèche après séchage à l'étuve des arbres

A10,B10,B9

Le rachis d'inflorescence est l'organe qui reste lorsque la floraison est finie. Il commence à se lignifier et se rapproche donc plus de la structure des unités de croissance Ucn-1 et Ucn.

IV-5 Effet de l'état de l'unité de croissance porteuse (florifère, fructifère ou végétatif) au cours du cycle, sur la teneur en matière sèche

La floraison et la fructification semblent influencées par le comportement (florifère, fructifère ou végétatif) de l'unité de croissance au cours du cycle précédent. On cherche alors en quoi ces types d'unités de croissance sont différents, en comparant tout d'abord ici leur teneur en matière sèche

Pour les arbres A10, B10, B9, pour lesquels l'état reproducteur ou végétatif de l'unité de croissance a été repéré, aucune différence significative entre états n'existe (figure IV-6 et tableau IV-6). L'effet du compartiment reste bien sur très fort.

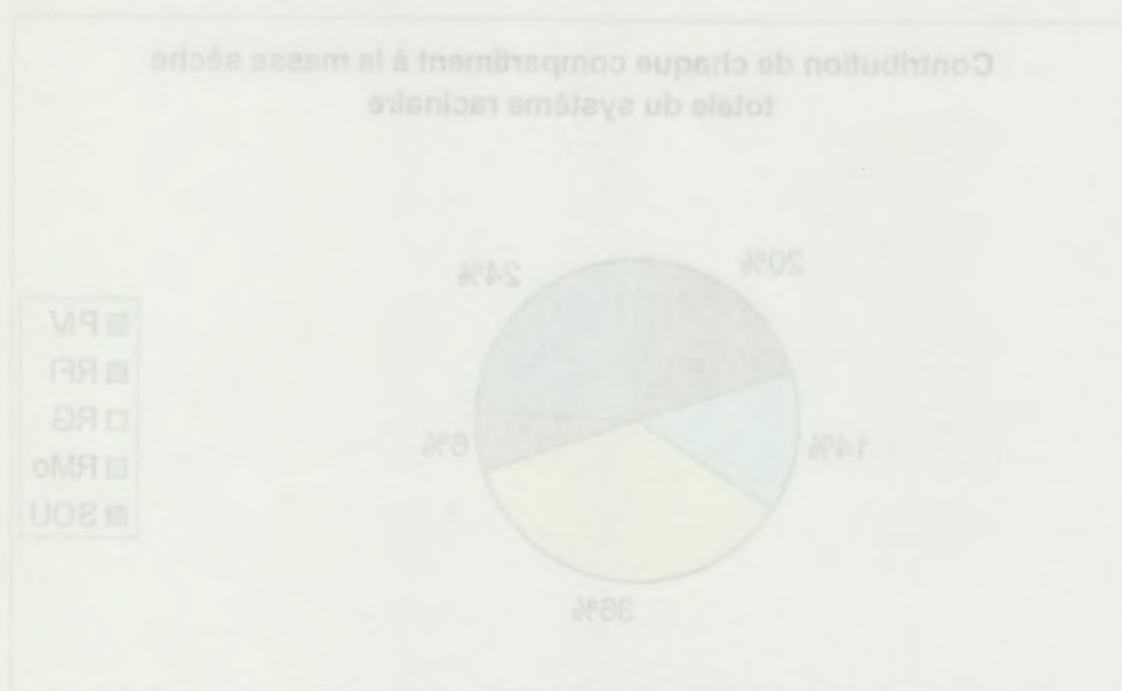


Figure 7-1 : Contribution en matière sèche de chaque compartiment racinaire à la masse totale du système racinaire (moyenne sur les cinq arbres étudiés)

Plant	Biomasse sèche totale (en kg)	Biomasse racinaire sèche (en kg)	Pourcentage de biomasse racinaire par rapport à la biomasse totale	Biomasse aérienne sèche (en kg)
C9	178,36	53,23	29,84 %	125,13
A9	177,42	47,01	26,49 %	130,42
A10	153,75	46,37	30,16 %	107,38
B10	182,33	56,26	30,85 %	126,08
B9	234,56	64,31	27,42 %	170,25

Tableau V-1 : Biomasse végétative sèche à l'échelle de l'arbre pour les cinq arbres excavés (fruits non comptés)

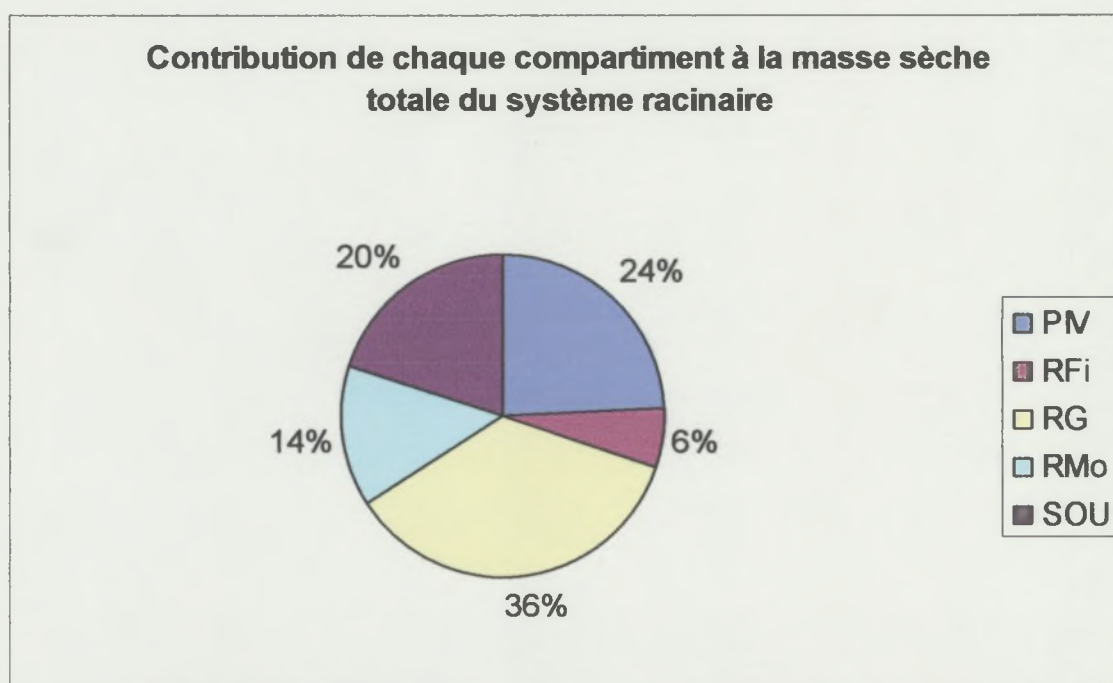


Figure V-1 : Contribution en matière sèche de chaque compartiment racinaire à la masse totale du système racinaire (moyenne sur les cinq arbres arrachés)

V- REPARTITION DE LA BIOMASSE SECHE DANS L'ARBRE

Déterminer la quantité de matière sèche d'un compartiment a un double intérêt :

- étude de la répartition de la biomasse dans l'arbre
- estimation de la quantité de sucres contenue dans ce compartiment.

C'est le premier point qui est traité dans cette partie, sur les cinq arbres excavés, dont nous avons déterminé la biomasse totale, compartiment par compartiment. La répartition de la biomasse est alors envisagée à deux niveaux : à l'échelle de l'arbre et à l'échelle de la sous-charpentièrre, notre base d'échantillonnage. On considère aussi successivement la biomasse végétative, présente à tous les stades, et les biomasses d'inflorescence, de fruits et de pousses végétatives, présentes à certains stades seulement.

V-1 Biomasse végétative : répartition entre compartiments

V-1-1 Biomasse végétative totale

Les quatre premiers plants arrachés ont une masse sèche végétative homogène, comprise entre 153 et 182 kg (tableau V-1). Cette homogénéité permet de comparer les stades entre eux.

L'arbre arraché au stade flush végétatif (B9) pesait plus : 234 kg.

V-1-2 Biomasse racinaire

Quel que soit l'arbre considéré, la partie racinaire représente entre 26 et 31% de la biomasse végétative sèche totale de l'arbre (tableau V-1).

Les valeurs obtenues ici avec le cultivar Lirfa sont un peu plus élevées que celles déterminées par [Davie et Stassen \(2000\)](#) sur le cultivar Sensation. Les auteurs ont montré que les racines représentent 23,15 et 25,58% de la biomasse végétative sèche de l'arbre pour des arbres de 11 et 16 ans respectivement.

Par ailleurs, la part de chaque compartiment dans la masse sèche racinaire totale est assez homogène entre plants. Les compartiments les plus représentés sont (figure V-1) :

- les racines grosses : 36% (valeurs comprises entre 32 et 38%)
- les pivots : 24% (entre 11 et 29%)
- la souche : 20% (entre 16 et 24%).

Le plant A9 (pleine floraison) explique le grand intervalle de valeurs observé pour les pivots. Ses pivots pèsent peu (5,2 kg contre 14-18 kg pour les autres arbres) et ses racines moyennes sont très nombreuses (11,2 kg contre 4-8 kg pour les autres arbres). Si l'on ne considère pas ce plant, la contribution des pivots à la masse sèche racinaire varie entre 23 et 29%.

V-1-3 Biomasse aérienne végétative

Le bois et les feuilles sont les types de compartiment prépondérants, représentant 51% et 13,5% respectivement de la biomasse sèche totale de l'arbre.

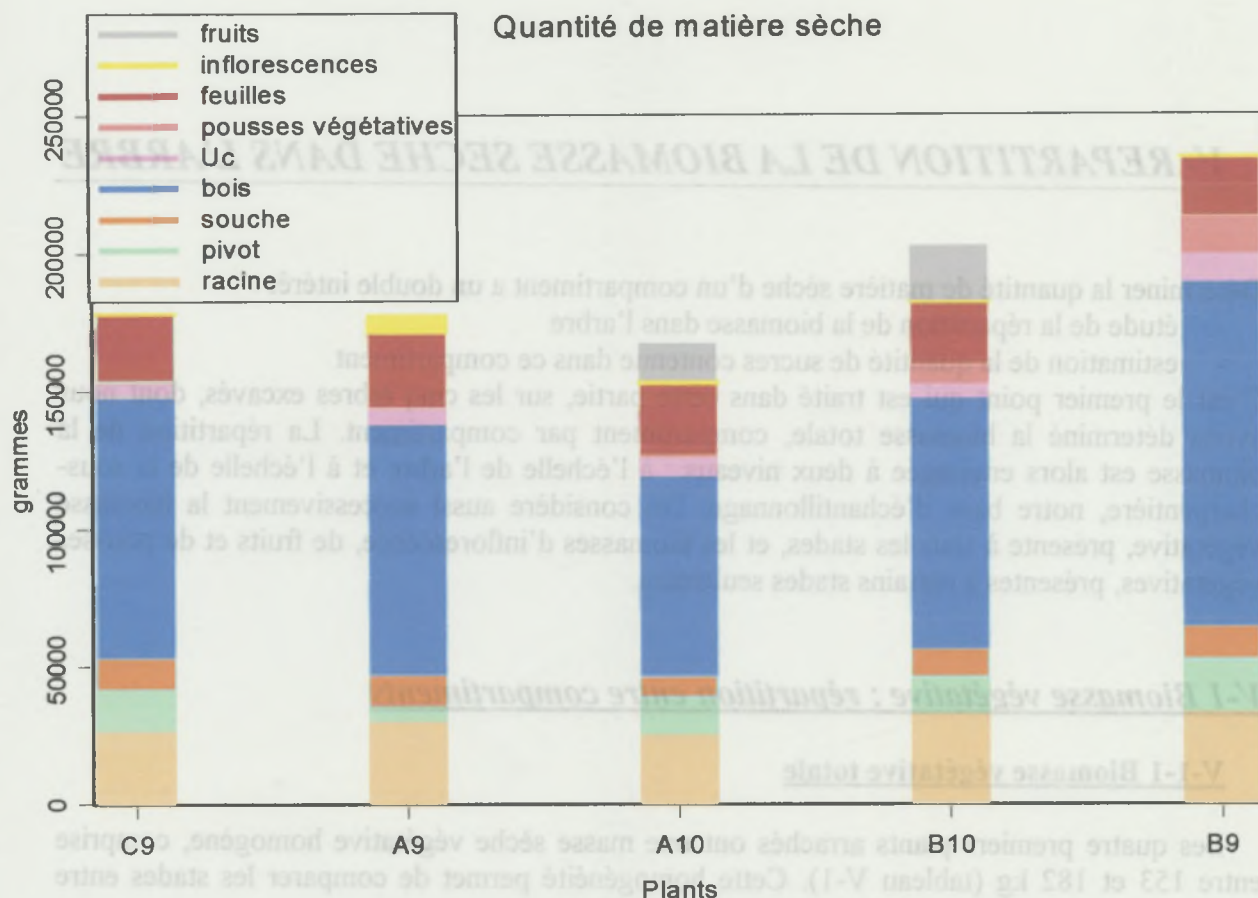


Figure V-2 : Répartition de la masse sèche à l'échelle de l'arbre, par type de compartiment, pour les cinq arbres excavés

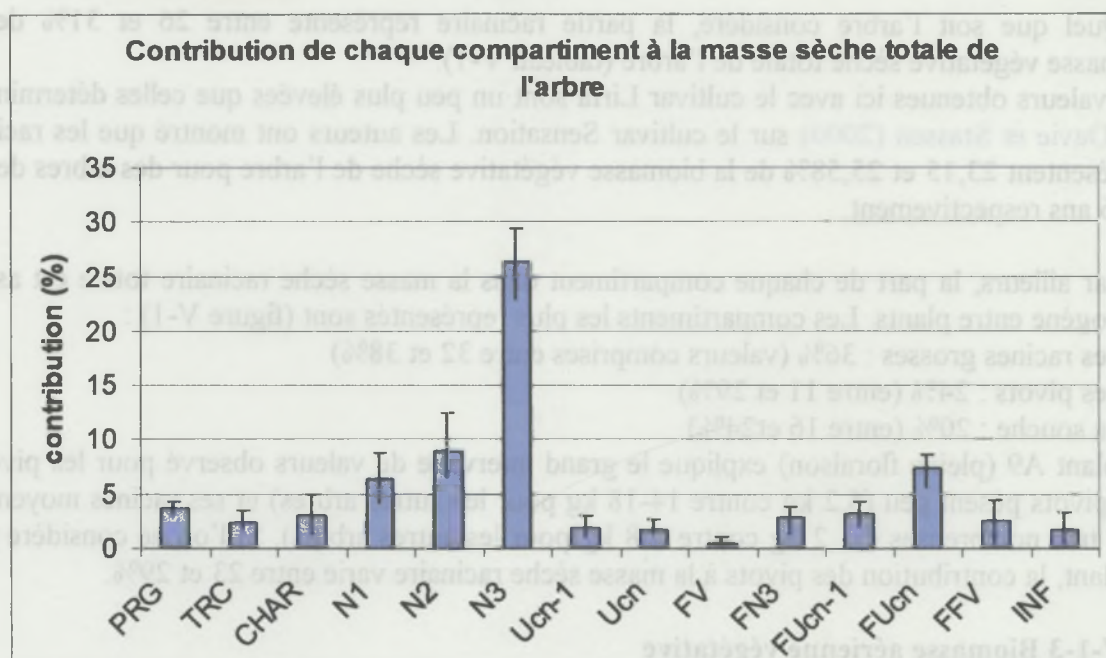


Figure V-3 : Contribution de chaque compartiment végétatif aérien à la biomasse végétative sèche totale de l'arbre (moyenne sur les cinq arbres excavés)

Le minimum et le maximum de cette contribution sont représentés par les traits verticaux au-dessus de chaque barre

➤ Bois

A l'échelle de l'arbre tout entier, le bois représente la moitié de la masse sèche végétative : 51% (figure V-2).

Le bois de niveau 3 est prépondérant : 22-29% de la biomasse sèche totale de l'arbre (figure V-3) et en moyenne 51,7% de l'ensemble du bois.

➤ Feuilles

Les feuilles contribuent entre 9 et 16% à la biomasse végétative sèche totale (figure V-2), avec une majorité de feuilles d'unités de croissance Ucn (figure V-3). Celles-ci sont les plus récentes et ne sont donc pas encore tombées.

Sur le cultivar Sensation, [Davie et Stassen \(2000\)](#) ont estimé la part des feuilles à 13,55 et 17,38% (arbres de 11 et 16 ans) de la biomasse végétative sèche de l'arbre. Ces valeurs correspondent aux nôtres.

En terme de biomasse sèche, les feuilles représentent 29% en moyenne du bois, du porte-greffe au niveau 3 (sur C9, A9, A10 et B10 uniquement, B9 ayant une masse de feuilles de inférieure).

On remarque aussi que la masse des feuilles d'une unité de croissance Ucn ou Ucn-1 est supérieure à la masse de l'unité à laquelle elle se rapporte.

Les résultats précédents montrent que la part de chaque compartiment est relativement constante entre arbres, aussi bien pour la partie racinaire que pour la partie aérienne. Ceci montre une forte hiérarchisation entre compartiments à l'échelle de l'arbre entier, ce qui a précédemment été mis en évidence pour le système racinaire du même cultivar ([Dechazal, 2003](#)). Il serait alors intéressant de voir si cette stabilité à l'échelle de l'arbre dans la part de chaque compartiment se retrouve chez d'autres cultivars que Lirfa.

V-2 Biomasse de fruits

La biomasse de fruits a été évaluée sur deux stades phénologiques : croissance de fruits et fin de récolte, pour lesquels elle a pu être estimée à peu près en même temps que la biomasse sèche totale de l'arbre. La biomasse de fruit a été évaluée au moment de l'excavation de l'arbre (stade croissance de fruit) ou au fur et à mesure de la maturité des fruits (stade fin de récolte).

➤ Stade croissance de fruits : fruits immatures

Tous les fruits, encore immatures, présents sur l'arbre (A10) au moment de l'excavation ont été récoltés. Ils représentent 8,59% de la biomasse végétative sèche totale de l'arbre, soit 12,3% de la biomasse aérienne végétative sèche.

➤ Stade fin de récolte : fruits mûrs

Au fur et à mesure de leur maturité, les fruits de l'arbre B10 ont été récoltés. Les fruits restant sur l'arbre lors de l'excavation ont aussi été recueillis.

On a alors 20 kg de fruits secs, ce qui équivaut à 11% de la biomasse végétative sèche globale, soit 14,6% de la biomasse végétative aérienne sèche.

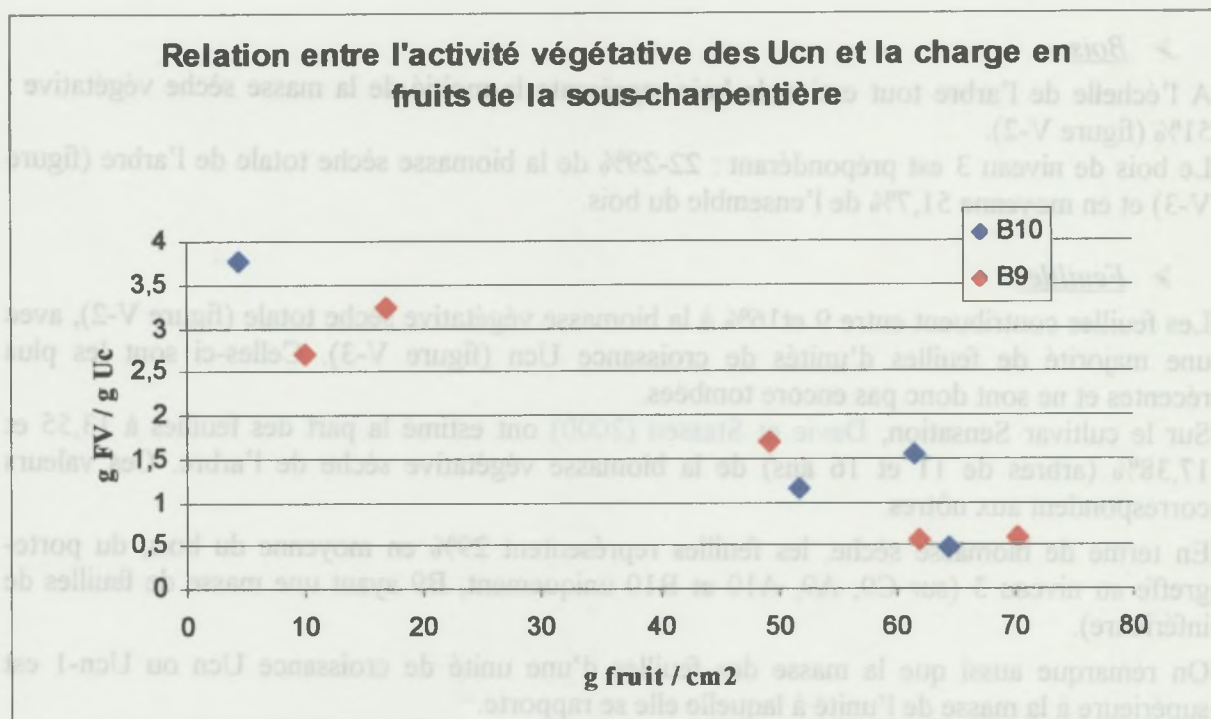


Figure V-4 : Relation entre l'activité végétative des Ucn (gFV / gUc) et la charge en fruit, exprimée en g de matière sèche par section de branche, à l'échelle de la sous-charpentière

	B9 A1	B9 A2	B9 B1	B9 B2	B9 B3	global
m(UC) en g						
veg	737	291	458	72	290	1847
flo	1731	332	1035	145	405	3647
fru	14	19	487	89	198	807
	2481	642	1980	305	893	6301
%UC tot						
veg	29,70	45,33	23,11	23,53	32,46	29,31
flo	69,75	51,65	52,29	47,37	45,35	57,88
fru	0,55	3,01	24,60	29,10	22,20	12,81
g FV / UC						
veg	4,57	4,58	1,50	1,71	1,02	3,14
flo	1,93	2,26	2,43	0,38	0,42	1,87
fru	0,00	0,00	0,25	0,04	0,18	0,20
moyenne	2,70	3,25	1,68	0,60	0,56	2,03

Tableau V-2: Biomasse sèche de pousses végétatives produites selon le type d'unité de croissance (plant B9 : stade flush végétatif)

m(UC) : masse sèche d'unité de croissance

%UC tot : proportion d'unité de croissance de chaque type dans la masse totale d'unité de croissance

g FV/UC : masse sèche d'unité de pousse végétative produite par g unité de croissance

La moyenne de cette dernière variable est la moyenne pondérée des effectifs de chaque type d'Ucn.

La biomasse produite par l'arbre est donc très importante : environ 15% de la biomasse végétative aérienne sèche. Cette charge doit impliquer une consommation d'énergie considérable. Ceci pourrait être à l'origine du fort taux de chute de fruits avant maturité.

V-3 Biomasse de pousses végétatives émises

Les masses de pousses végétatives émises aux stades fin de récolte et flush végétatif sont assez importantes pour être étudiées.

Il a été montré que la croissance végétative après récolte, à l'échelle de l'arbre, est influencée par son comportement fructifère (Chacko, 1986 ; Pandey, 1998).

N'ayant des données que sur deux arbres, nous ne pouvons vérifier cette influence à l'échelle de l'arbre. On se propose, dans un premier temps, de l'envisager à l'échelle de la sous-charpentièrre, sur les plants B10 (stade fin de récolte) et B9 (stade flush végétatif).

Ensuite, on a étudié, plus localement, à l'échelle du rameau, la masse de pousses végétatives émises par gramme d'unité de croissance en fonction de son comportement (type d'unité de croissance : florifère, fructifère, végétatif) au cours du cycle. Ceci n'est possible qu'au stade flush végétatif (plant B9), où cette information a été relevée.

V-3-1 Biomasse de pousses végétatives émises à l'échelle de la sous-charpentièrre

On se place ici aux stades fin de récolte (plant B10) et flush végétatif (plant B9).

On pose, en première approximation, que la masse d'une unité de croissance est constante quelque soit son type (végétative, florifère, fructifère). La masse totale des unités de croissance correspond alors à leur nombre. Le rapport grammes de pousses émises / gramme d'unité de croissance donne une estimation de l'activité végétative des Ucn (à un coefficient près, la masse moyenne de nouvelles pousses émises par une seule unité).

On pense qu'il existe une relation entre la section de la sous-charpentièrre et son nombre de feuilles. En rapportant la masse sèche de fruits produite à la section de la sous-charpentièrre, on estime la masse sèche de fruit produite par feuille (à un coefficient près). C'est ce rapport qui est intéressant, puisqu'il permet de comparer les masses de fruits produites par les différentes sous-charpentièrres pour une même quantité d'assimilats (en supposant que toutes les feuilles ont la même capacité photosynthétique). Cette masse de fruit influence très fortement la masse sèche de pousses émises : plus la masse sèche de fruits par cm² est importante, moins la sous-charpentièrre a produit de nouvelles pousses (figure V-4 et annexe 7).

On observe donc à l'échelle de la sous-charpentièrre l'antagonisme entre la production de fruit et la croissance végétative suivant la récolte qui avait été notée à l'échelle de l'arbre (Chacko, 1986 ; Pandey, 1998).

V-3-2 Biomasse de pousses végétatives émises par type d'unité de croissance porteuse

On se place à l'échelle du rameau, au stade flush végétatif (plant B9).

Des résultats similaires aux précédents sont mis en évidence. L'activité végétative des unités Ucn est bien supérieure pour les unités de croissance étant restées végétatives (3,14g de pousses émises par gramme d'unité de croissance, en moyenne sur l'arbre) que pour celles ayant fleuri (1,87g/g) (tableau V-2). Les unités de croissance ayant porté un fruit ont une très faible activité végétative (0,2g/g en moyenne). On trouve ces différences d'activité végétative

lorsque l'on considère l'arbre dans sa totalité, mais aussi pour chaque sous-charpentière prise séparément.

Ces résultats chiffrés de l'activité végétative, c'est-à-dire de la biomasse végétative produite rapportée à la biomasse des unités de croissance, amènent aux mêmes conclusions qu' Issarrakraisila et Considine (1991). Les auteurs ont évalué les proportions de rameaux qui produisent de nouvelles pousses après la récolte : 3,7% de ceux qui ont porté un fruit jusqu'à maturité, 36% de ceux ayant fleuri sans porter de fruits et 49,1% de ceux étant restés végétatifs. La production de nouvelles pousses végétatives est bien moins importante (en nombre de rameaux qui démarrent et en masse de pousses émises) lorsque le rameau a fructifié que ce qu'elle est s'il a fleuri sans porter de fruit et encore moins que s'il est resté végétatif.

On peut formuler une hypothèse permettant d'expliquer ces résultats : plus de pousses ont pu être émises par les rameaux étant restés végétatifs car la fructification n'aurait pas utilisé les réserves présentes à un niveau local.

Sachant que le nombre de feuilles d'un rameau ne permet certainement pas de répondre aux demandes de la fructification (Chacko et al., 1982 ; Reddy et Singh, 1991), il est probable que des réserves aient été mobilisées à ce moment là. Les liens trouvés entre le comportement de l'unité de croissance à la floraison et à la fructification et l'émission de nouvelles pousses incitent à penser à un stockage et une mobilisation locaux de ces réserves. Ce qui a été utilisé pour la floraison puis pour la fructification n'aurait pas pu être remplacé, il n'y aurait pas eu de transfert à partir d'un autre lieu de réserve. Les réserves seraient donc insuffisantes pour permettre une nouvelle poussée végétative.

Dans ce cas, le facteur limitant de la quantité de pousses émises serait la quantité de réserves localement disponibles.

Les résultats des analyses des sucres permettront de vérifier cette hypothèse.

On pourrait, par suite, penser que les réserves locales des rameaux étant restés végétatifs n'ayant pas été utilisées, ils auraient pu émettre de nouvelles pousses plus tôt que ceux ayant fructifié. Ayant démarré plus tôt, ils pourraient produire une plus grande quantité de nouvelles pousses. Dans notre essai, nous ne pouvons conclure sur ce point car nous ne connaissons pas la date d'émission de chaque pousse végétative. Il serait alors intéressant de suivre au cours du cycle phénologique, sur même arbre, le comportement fructifère de chaque rameau parallèlement à la production de nouvelles pousses végétatives.

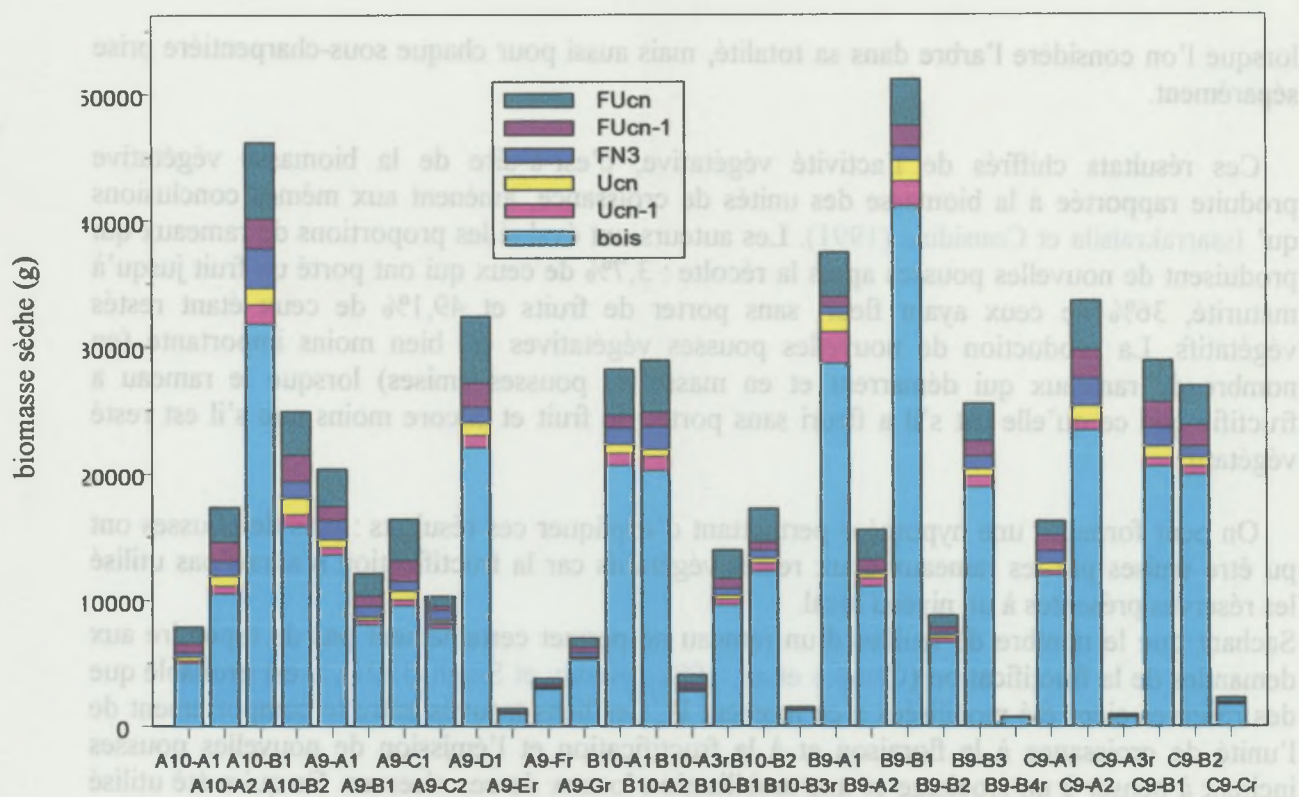
V-3-3 Limites à l'étude de la masse de pousses végétatives émises

Il faut émettre deux limites importantes à cette étude :

- 1) Nous avons posé en première approximation que la masse moyenne d'une unité de croissance est la même qu'elle soit restée végétative, qu'elle ait fleuri ou porté des fruits. Cette masse correspond à un coefficient près au nombre d'unités de croissance quel que soit son type. Ceci pourrait être inexact. Nous avons constaté, lors de l'échantillonnage, de grandes variations dans la taille et donc le poids des unités de croissance. Les poids moyens des unités de croissance étant restées végétatives, ayant fleuri ou porté des fruits pourraient être différents.
- 2) La dernière poussée végétative (mai 2003) n'a pas été prise en compte, l'échantillonnage «flush végétatif» se situant avant son apparition. Des rameaux ayant fructifié ou fleuri au

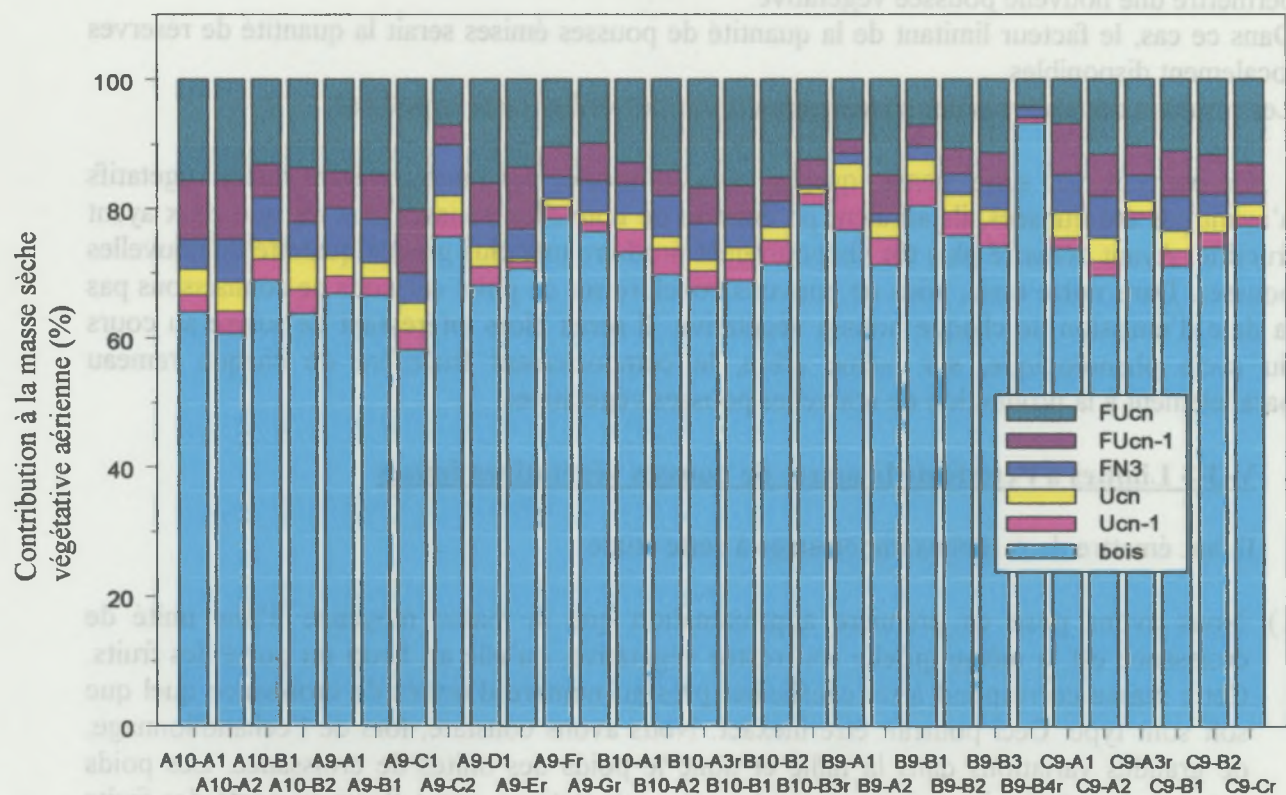
a

Répartition de la matière sèche aérienne (en g) entre sous-charpentières



b

Contribution de chaque compartiment à la masse sèche aérienne de chaque sous-charpentière



Figures V-5 : Répartition absolue (a) et relative (b) de la matière sèche végétative aérienne entre compartiment pour chaque sous-charpentières

Les réitérations sont repérées par la lettre r après le nom de la sous-charpentières.

cours du cycle ont alors pu produire de nouvelles pousses végétatives à ce moment là. Il avait été montré sur cette même parcelle que les rameaux ayant fructifié tard dans la saison, avaient tendance à produire des pousses végétatives lors des dernières poussées (Pardessus, 2002).

En complément et dans l'hypothèse d'un stockage et d'une utilisation locale des réserves, on peut imaginer qu'un tel rameau, ayant eu une poussée végétative tardive, aurait moins de temps pour faire des réserves disponibles pour le prochain cycle ($n+1$). La floraison et la fructification auraient alors moins de chance d'avoir lieu. Il n'y aurait pas épuisement des réserves. Dans ce cas, une poussée végétative précoce et importante pourrait se produire, permettant une forte accumulation de réserves. Le rameau pourrait alors fructifier l'année $n+2$. Ceci pourrait illustrer l'alternance, soupçonnée à l'échelle du rameau.

V-4 Répartition de la biomasse entre sous-charpentières

V-4-1 Biomasse végétative

Les biomasses sèches des différentes charpentières et sous-charpentières sont très différentes au sein d'un même arbre (figure V-5-a). En particulier, pour l'arbre A10 (stade croissance de fruits), la charpentièrè A et toutes les structures qu'elle supporte pèsent 25 kg (7,5 kg sur A1 et 17,5 sur A2), alors que la charpentièrè B représente 72 kg (25kg pour B1 et 47 kg pour B2).

Les différences entre sous-charpentières sont aussi importantes que celles entre charpentières. Le choix de la sous-charpentièrè comme unité de base était donc judicieux.

On peut alors se demander si la proportion des différents compartiments est constante entre sous-charpentières d'un même arbre puis entre arbres.

On considère ici en tant que compartiment : le bois, les feuilles N3, les Ucn-1 et leurs feuilles, les Ucn et leurs feuilles. La délimitation entre le bois de niveau 1, 2 et 3 est incertaine, il est donc préférable de regrouper ces trois compartiments en un même compartiment que l'on appelle bois.

Il existe par ailleurs deux types de sous-charpentières :

- les sous-charpentières « vraies », issues de la ramification de l'axe
- les réitérations, rameaux ayant poussés sur le tronc, une charpentièrè ou une sous-charpentièrè postérieurement à la formation de ceux-ci.

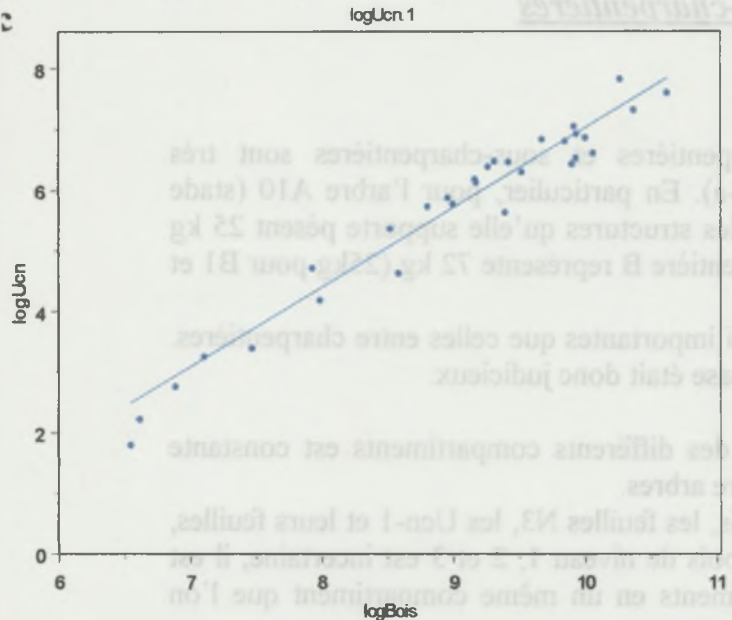
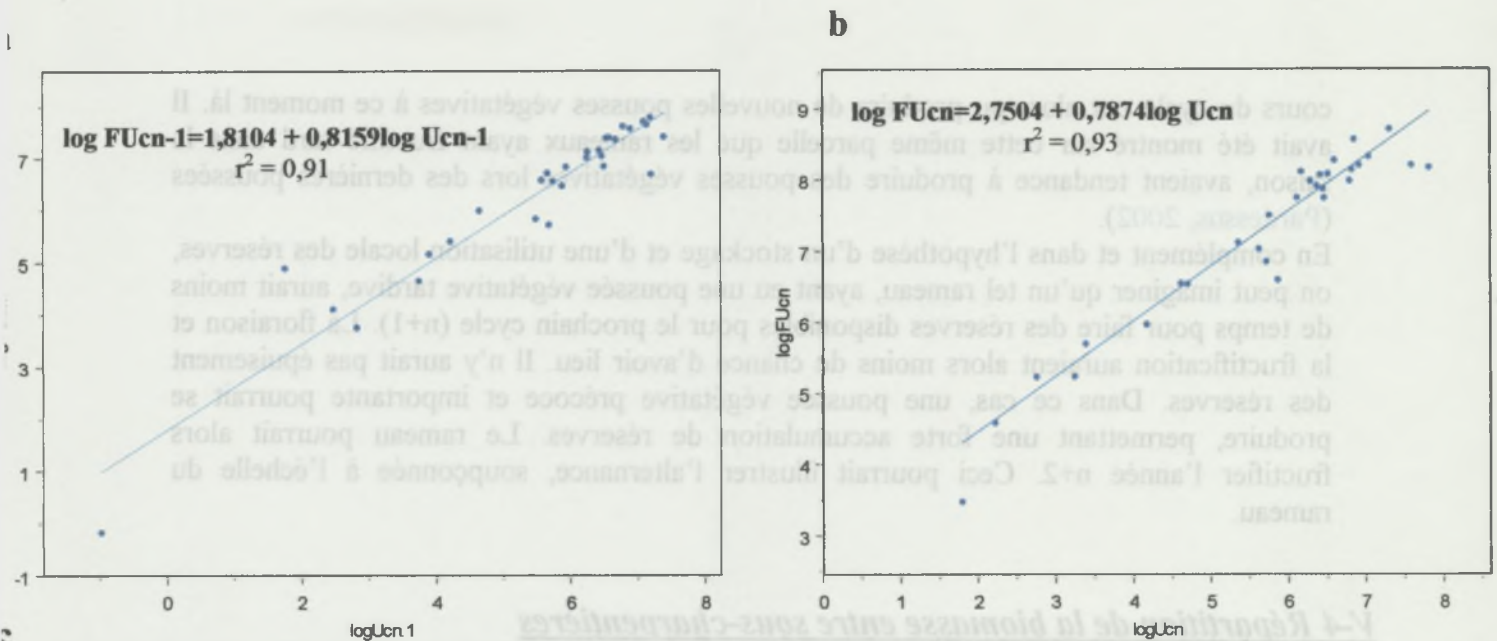
Il semble, à la figure V-5-b que la part de chaque compartiment varie peu, que l'on considère les réitérations ou non. On retrouve ici, à l'échelle de la sous-charpentièrè, la stabilité de la part de chaque compartiment constatée à l'échelle de l'arbre entier. La hiérarchisation entre compartiments est tout aussi forte à cette échelle.

On se propose alors de chercher :

1. des relations entre les biomasses sèches de ces différents compartiments
2. des relations entre les masses sèches de ces différents compartiments et des caractéristiques de la sous-charpentièrè.

V-4-1-1 Relations entre les masses sèches des différents compartiments de la sous-charpentièrè

Plusieurs relations peuvent être intéressantes :



Figures V-6 a-c : Relations allométriques entre les biomasses sèches de quelques compartiments à l'échelle de la sous-charpentièrè

On a pris en compte toutes les sous-charpentières des cinq arbres échantillonnés.

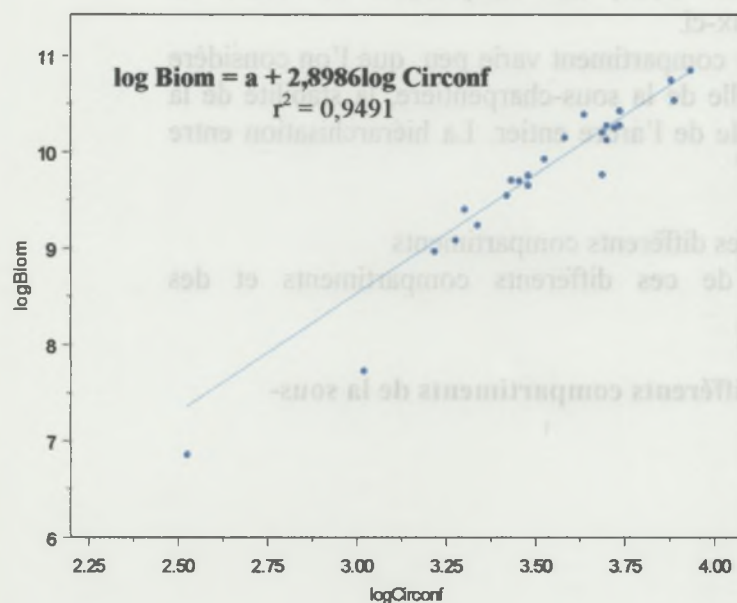


Figure V-7 : Relation allométrique entre la biomasse sèche totale de la sous-charpentièrè et sa circonférence à la base

Ici, on ne tient pas compte des réitérations

- entre la masse de bois et la masse de chacun des compartiments qu'il supporte : Ucn-1, Ucn, biomasse de la sous-charpentièrre (sauf bois n1), feuilles d'Ucn-1, feuilles d'Ucn, feuilles totales
- entre la masse de feuilles et la masse des branches ou unités de croissance correspondantes : bois N3 et feuilles N3, Ucn-1 et feuilles d'Ucn-1, Ucn et feuilles d'Ucn.

Ces différents compartiments se développent au cours du temps, leurs masses respectives sont toutes dépendantes du temps. On peut alors chercher des relations dites allométriques entre leurs masses. Elles sont de la forme $y = a \cdot x^b$ (France et Thornley, 1984). Afin de faciliter l'estimation des paramètres a et b ainsi que les traitements statistiques, on a choisi de linéariser la relation, qui devient alors : $\log(y) = a' + b \cdot \log(x)$.

Les relations obtenues sont très significatives que l'on considère les réitérations ou non (tests hautement significatifs au seuil de 5%). Quelques graphiques (figures V-6 a-c) sont présentés, avec les régressions correspondantes, les autres relations sont résumées en annexe 8. Une unité semble avoir un comportement à part, avec des biomasses sèches très faibles, c'est une réitération, on ne tiendra pas compte de ce point.

Grâce à ces relations, on peut estimer la masse d'un compartiment à partir de celle d'un autre compartiment. Elles sont valables sur tous les arbres échantillonnés. On peut raisonnablement les utiliser autres arbres de la parcelle. Par contre, leur validité sur d'autres parcelles de la variété Lirfa reste à tester.

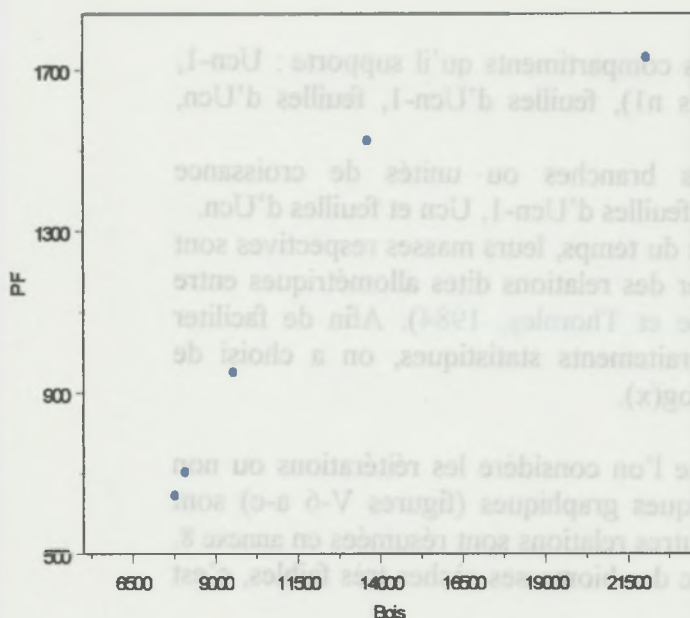
V-4-1-2 Relation entre la masse sèche des différents compartiments et la circonférence à la base de la sous-charpentièrre

La masse d'un compartiment est variable entre sous-charpentièrres, et les différences observées pourraient être liées à la taille de la sous-charpentièrre. Plusieurs études ont établi des relations allométriques entre le diamètre d'une branche (DBH) et la masse sèche de feuilles, de bois, ou d'autres constituants (sur *Eucalyptus obliqua* : Attiwill, 1966 ; sur conifères : Baskerville, 1965). Attiwill (1962) a aussi relié le poids sec de feuilles ou de bois à la circonférence de la branche, toujours sur *Eucalyptus obliqua*. C'est ce dernier type de relation que nous avons essayé d'établir, pour chaque compartiment.

Lorsque l'on considère les réitérations, les relations trouvées ne sont pas très fortes. La circonférence à la base d'une réitération est la circonférence d'un bois de niveau 3. Celle d'une sous-charpentièrre «vraie» est la circonférence d'un bois de niveau 1. Ces valeurs n'ont pas la même signification. Par conséquent, on ne considèrera pas ici les réitérations.

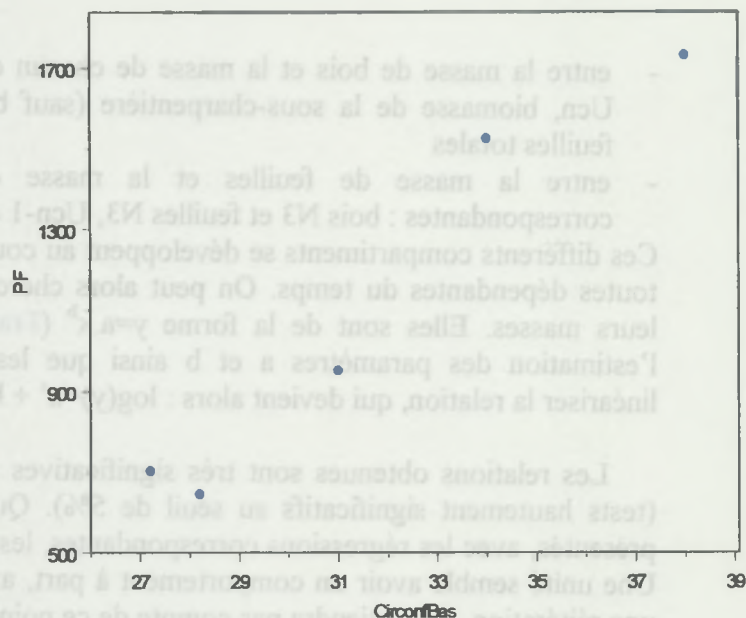
Les relations trouvées sont alors très significatives (annexe 8). Celle entre biomasse sèche totale de la sous-charpentièrre et la circonférence à sa base est présentée à la figure V-7. Il est alors possible d'estimer la masse sèche totale ainsi que celle des différents compartiments étudiés (bois, FN3, Ucn-1, FUcn-1, Ucn, FUcn, feuilles en général) par une seule mesure, non destructrice. Ceci a un intérêt pratique pour d'autres manipulations qui nécessitent de garder l'arbre étudié en place, mais aussi un intérêt plus théorique pour la modélisation des biomasses et des flux de carbone.

Ces relations ne concernent bien sûr que le cultivar étudié, sur la parcelle étudiée et selon l'itinéraire technique adopté. Il serait intéressant de voir dans quelle mesure elles peuvent être généralisées à d'autres conditions.



Figures V-8 : Relation entre la masse sèche d'inflorescences en pleine floraison (PF) et la masse sèche de bois (Bois) sur les sous-charpentières

Les réitérations ne sont pas prises en compte.



Figures V-9 : Relation entre la masse sèche d'inflorescences en pleine floraison (PF) et la circonférence à la base de la sous-charpentières (CirconfBas)

Les réitérations ne sont pas prises en compte.

Formule	r^2	Probabilité du test	a estimé	b estimé
$PF = a + b \cdot \log(\text{Bois})$	0,94	<0,01	-9003,0 **	1084,3 **
$PF = a + b \cdot \log(\text{Circonférence})$	0,95	<0,01	-10907,4 **	3485,4 **

Tableau V-4 : Test et paramètres des régressions linéaires effectuées entre : la masse sèche d'inflorescences en pleine floraison (PF) et le logarithme de la masse sèche de bois et entre la masse sèche d'inflorescences en pleine floraison (PF) et le logarithme de la circonférence à la base de la sous-charpentières

Les données ne prennent pas en compte les réitérations.

** : test très significatif (seuil de 1%)

V-4-2 Biomasse d'inflorescence

Sur l'arbre A9 (stade pleine floraison), on peut chercher des relations entre la masse sèche des inflorescences (en particulier du type le plus représenté : pleine floraison, PF) et la masse sèche des divers autres compartiments. Les réitérations ont une masse sèche d'inflorescences très faible et on n'en tiendra donc pas compte ici.

Une relation de type logarithmique semble apparaître d'une part entre la masse sèche des inflorescences en pleine floraison et la masse sèche du bois de chaque sous-charpentièrre, et, d'autre part, entre la masse sèche des inflorescences en pleine floraison et la circonférence à la base de la sous-charpentièrre (figures V-8 et V-9).

Des régressions linéaires, effectuées entre la masse des PF et le logarithme de la masse de bois et celui de la circonférence, confirment ces résultats (tableau V-4).

La forme logarithmique des courbes correspond à un ralentissement de la croissance de la courbe. La branche serait donc freinée dans la production d'inflorescences au fur et à mesure de son grossissement.

Cependant, il est difficile de conclure plus en avant quant à ces relations. L'étude de la masse d'inflorescences produites a ici des limites :

- 1) L'étude n'a porté que sur un seul arbre à cinq sous-charpentières. Nous n'avons donc que cinq observations, ce qui limite la valeur statistique des régressions et tests effectués.
- 2) De plus, les données ont été récoltées après la première pousse florifère, mais avant la seconde. La masse d'inflorescence utilisée ne correspond donc pas à la masse totale d'inflorescences produites.
- 3) Enfin, de nombreux facteurs endogènes et exogènes influencent la floraison : climat, charge en fruit au cycle précédent.... La masse des compartiments sous-jacents et la circonférence de la sous-charpentièrre (donc la taille de celle-ci) pourraient en faire partie, mais ne sont probablement pas les principaux.

V-4-3 Biomasse de fruits

On considère les plants A10 (croissance de fruits) et B10 (fin de récolte), pour lesquels la masse de fruits a pu être estimée à peu près au même moment que la biomasse sèche totale de l'arbre.

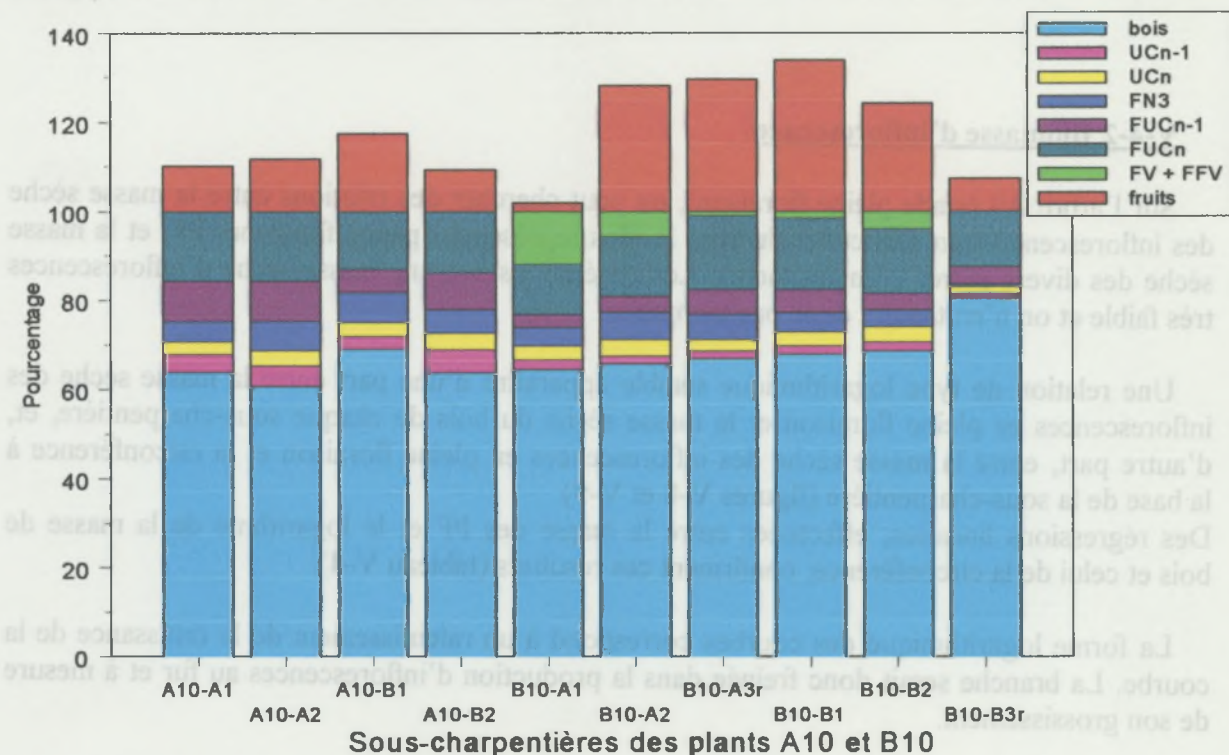
Les réitérations ayant produit des fruits en quantité suffisante pour être étudiée, on prendra ici en compte toutes les sous-charpentières, réitérations ou non.

On remarque alors une grosse disproportion dans la charge en fruits entre charpentières et sous-charpentières. Chez B10, l'unité A2 porte à elle seule 43% de la masse sèche des fruits, chez A10, B1 en porte 60%.

A l'échelle de la sous-charpentièrre, le pourcentage de masse sèche végétative correspondant à la masse sèche de fruits produits n'est pas constant (figure V-10 (a)).

Un grand nombre de facteurs peuvent jouer sur la floraison, et encore plus sur la fructification. La pollinisation peut être altérée par le vent, la pluie, la température... La fécondation est aussi sujette à variations. Enfin, l'état des réserves et le climat (en particulier le vent) peuvent affecter le développement et la tenue des fruits sur l'arbre. Il semble donc normal de ne pas trouver de relation entre la biomasse des sous-charpentières et la biomasse de fruits qu'elles portent.

(a) Répartition sur les sous-charpentières de la matière sèche aérienne avec fruits



Répartition de la matière sèche aérienne avec pousses végétales entre compartiments

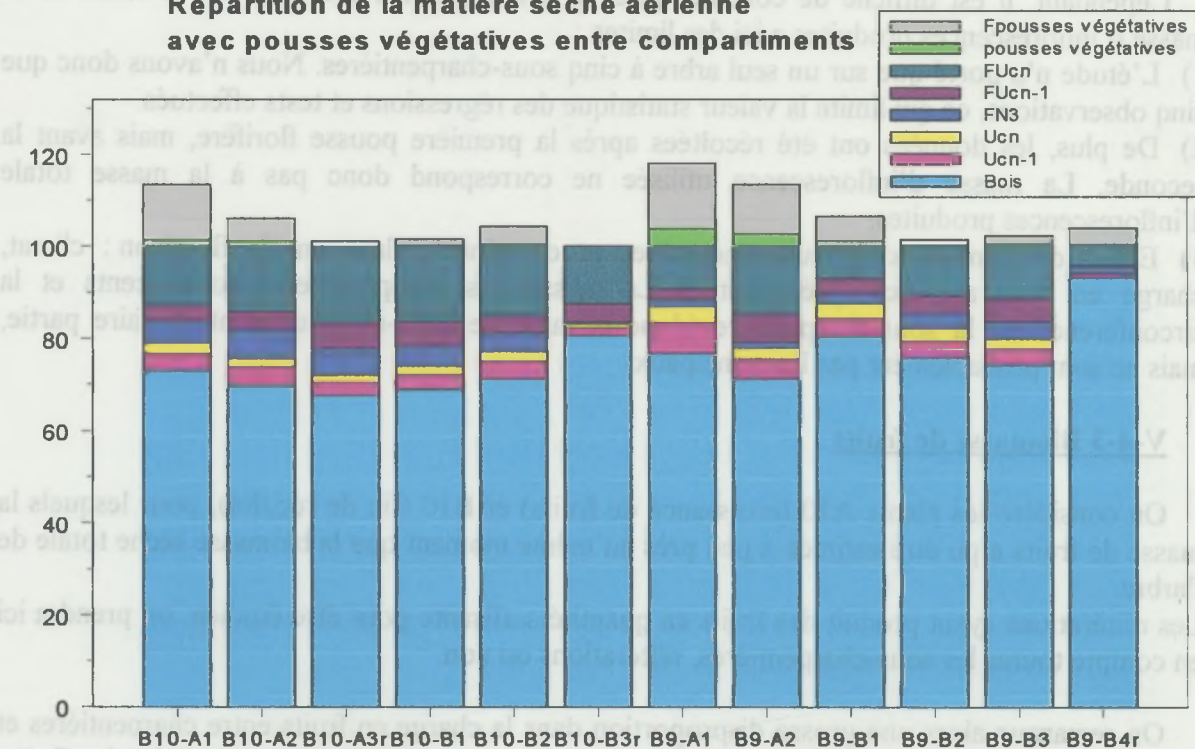


Figure V-10 : Répartition de la matière sèche par compartiments et entre sous-charpentières, avec fruits (a) et nouvelles pousses végétales (b)

Les valeurs sont exprimées en pourcentage de la masse sèche végétative sans la partie étudiée, soit :

- masse sèche végétative (avec les pousses végétales) sans les fruits en (a)
- masse sèche végétative sans les pousses végétales en (b).

Pour A10 (stade croissance de fruits), la masse sèche de fruits correspond à la masse de fruits en cours de mûrissement.

Les réitérations sont repérées par la lettre r après le nom de la sous-charpentières.

V-4-4 Biomasse de nouvelles pousses végétatives

On étudie les plants B10 (fin de récolte) et B9 (flush végétatif). Comme précédemment, on considère toutes les sous-charpentières, y compris les réitérations car elles ont produit des pousses végétatives en quantité suffisante pour être étudiées.

Le pourcentage de masse sèche végétative (sans les nouvelles pousses émises) équivalant à la masse sèche de nouvelles pousses émises est très variable entre sous-charpentières. Ceci indique que la quantité de nouvelles pousses émises n'est pas liée à la biomasse sèche des sous-charpentières (figure V-10 (b)).

On a vu précédemment que l'émission de pousses végétatives était dépendante du comportement florifère ou fructifère du rameau et de la charge en fruit de la sous-charpentièrre. Ces facteurs semblent prépondérants.

VI- CARTOGRAPHIE DES SUCRES A L'ECHELLE RACINAIRE

Les analyses de sucres n'ont pour l'instant été faites que pour le système racinaire, aux trois premiers stades (repos avant floraison, floraison et croissance de fruits).

Dans un premier temps, on s'intéresse aux **teneurs en sucres** pour tous les arbres échantillonnés (soit trois à chaque stade). Comme pour la teneur en matière sèche, différentes sources de variabilité peuvent être étudiées :

- variabilité spatiale : pour un même lieu d'échantillonnage (gradient de teneurs le long des grosses racines ou entre racines fines et moyennes prélevées autour de la même grosse racine), entre racines du même arbre, entre compartiments racinaires
- variabilité entre arbres du même stade
- variabilité temporelle : entre stades.

La variabilité pour un même lieu d'échantillonnage sera traitée en tout premier. Puis les différents facteurs de variabilité de la teneur en sucre d'un compartiment racinaire (racine considérée, plant, stade phénologique) seront envisagés. Si aucune variabilité importante n'est montrée à certains niveaux (entre racines, entre arbres, entre stades) on pourra dégager des conclusions générales sur les teneurs en sucres des compartiments : teneur moyenne d'un compartiment pour un arbre, un stade ou du compartiment quelque soit le stade. Pour ces raisons, la variabilité entre compartiments sera traitée en dernier, afin de regrouper l'ensemble des résultats.

Dans un deuxième temps, connaissant les teneurs en sucres et à l'aide des résultats précédents (biomasses sèche des compartiments), on peut étudier la **répartition quantitative des sucres** dans le système racinaire. Cette étude ne concerne que les arbres excavés, pour lesquels la biomasse sèche a été estimée.

VI-1 Premiers résultats : sucres détectés par la méthode

Cinq sucres principaux sont détectés : amidon, saccharose, glucose, fructose et inositol.

L'inositol est minoritaire avec des teneurs toujours inférieures à 3,25 mg par g de matière sèche structurale (teneur moyenne de 1,86 mg.g⁻¹).

Le glucose et le fructose ont des teneurs moyennes de 2,04 et 2,25 mg.g⁻¹ respectivement, et toujours inférieures à 10 mg.g⁻¹.

Les concentrations en saccharose sont un peu plus élevées, jusqu'à 45,92 mg.g⁻¹, de valeur moyenne 24,89 mg.g⁻¹.

Le sucre prépondérant est l'amidon, avec une teneur moyenne de 283,4 mg.g⁻¹, et des teneurs pouvant aller jusqu'à 642,83 mg.g⁻¹.

Ces teneurs en amidon sont supérieures à celles trouvées par [Robert et Wolstenholme \(1992\)](#) dans les racines de deux cultivars différents : Sabre et Zill. Les auteurs ont déterminé une concentration en amidon de 11 à 12% de la matière sèche totale. Nous obtenons 20,2% de la matière sèche totale.

Les teneurs en amidon du système racinaire d'*Eucalyptus obliqua* sont bien inférieures à celle du manguier : entre 2,5 et 4% de la matière sèche totale pour le bois et sur la période considérée (d'avant la floraison à la croissance des fruits) ([Kile, 1981](#)). Par contre, les teneurs

	inositol	fructose	glucose	saccharose	amidon
A9	0,69 (0,22)	0,68 (0,40)	0,53 (0,29)	5,15 (2,42)	-41,22 (29,12)
A10	0,48 (0,07)	0,67 (0,19)	0,57 (0,23)	4,75 (2,90)	-93,24 (33,85)

Tableau VI-1 : Gradient moyen des teneurs en sucres le long des grosses racines pour deux plants (en $\text{mg.g}^{-1}.\text{m}^{-1}$)

Gradient pour la grosse racine j : $G(\text{Si})_j = [t(\text{Si})_{\text{RG2m}} - t(\text{Si})_{\text{RGpp}}] / L$ avec $L = 2\text{m}$

$G(\text{Si})_{\text{plant } j}$ = gradient du sucre i pour la grosse racine j

$t(\text{Si})_{\text{RG2m}}$ = teneur en sucre i de la grosse racine j échantillonnée à 2m

$t(\text{Si})_{\text{RGpp}}$ = teneur en sucre i de la grosse racine j échantillonnée près des pivots

Les écarts-types sont présentés entre parenthèses.

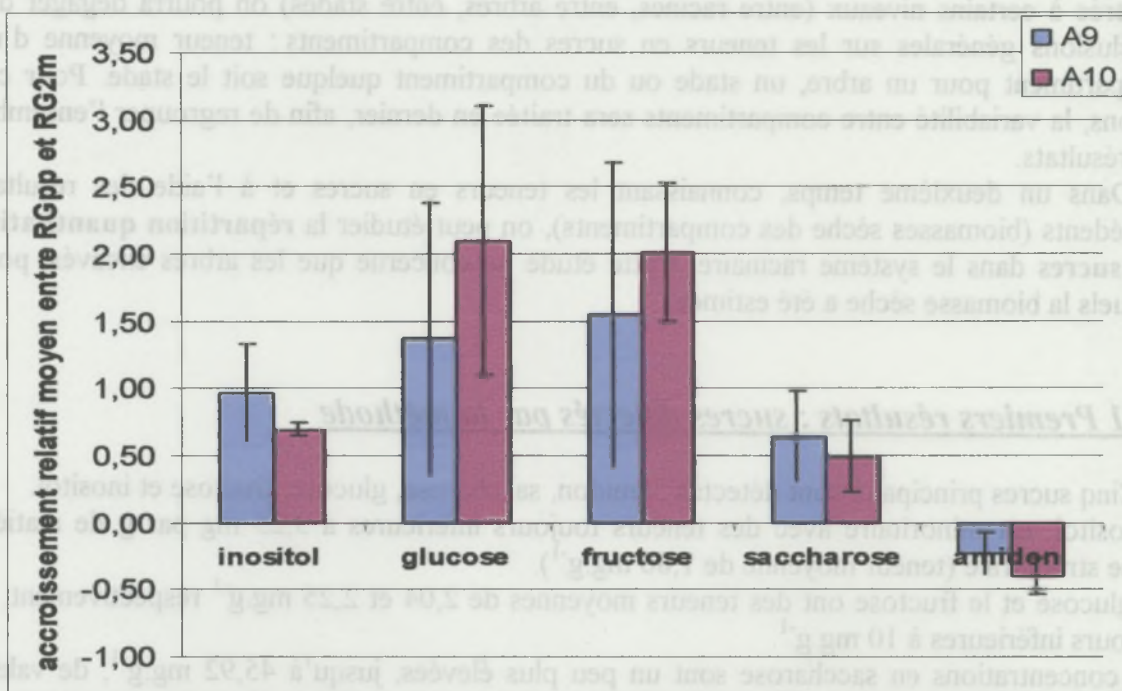


Figure VI-1 : Accroissement relatif moyen des teneurs en sucres entre RGpp et RG2m, pour deux plants

Accroissement relatif pour la grosse racine j : $A(\text{Si})_j = [t(\text{Si})_{\text{RG2m}} - t(\text{Si})_{\text{RGpp}}] / t(\text{Si})_{\text{RGpp}}$

Les écart-types sont indiqués par les traits verticaux au-dessus de chaque barre.

en sucres solubles sont comparables. Kile (1981) les a déterminées à 2-3% de la matière sèche totale, nous obtenons 2,4% en moyennant les teneurs de nos quatre sucres solubles.

VI-2 Mise en évidence d'un gradient de teneurs en sucres au sein des racines

VI-2-1 Gradient de teneurs au sein des grosses racines

Des différences de teneurs en sucres peuvent se situer au sein d'un même type racinaire. On regarde pour cela les teneurs en sucres à deux endroits dans les grosses racines : à 10cm de la souche (près des pivots) et à 2 mètres de la souche. Seuls les plants A9 et A10, chez lesquels ces compartiments ont été échantillonnés plusieurs fois (quatre grosses racines échantillonnées chacun) seront utilisés.

Un gradient net est mis en évidence : les teneurs en amidon diminuent dans les grosses racines au fur et à mesure que l'on s'éloigne de leur zone d'insertion (gradient négatif) (figures VI-2 (a)). A l'inverse, les teneurs des autres sucres augmentent (gradient positif).

On peut alors se demander si les teneurs proches des pivots et à 2 mètres sont corrélées et donc si ce gradient est constant pour les racines d'un même arbre. Les teneurs de ces deux parties échantillonnées ont tendance à évoluer parallèlement entre les quatre racines échantillonnées pour :

- l'amidon et le saccharose chez les deux arbres (figures VI-1 (a) et annexe 9)
- le fructose chez A10
- l'inositol chez A10, avec la seule corrélation linéaire significative ($\rho=0,99$ $P<0,01$).

La plupart des corrélations n'étant pas significatives (nous ne possédons que peu de points), on peut conclure à l'existence d'un gradient proche entre grosses racines, mais non constant.

Pour connaître l'ordre de grandeur du gradient de teneurs au sein des grosses racines, on calcule un gradient moyen par arbre, pour chaque sucre et chaque arbre. Ce gradient s'exprime pour une racine j par la relation :

$$G(Si)_j = [t(Si)_{RG2m} - t(Si)_{RGpp}] / L \quad \text{ici } L = 2m$$

où $G(Si)_{\text{plant } j}$ = gradient du sucre i pour la grosse racine j

$t(Si)_{RG2m}$ = teneur en sucre i de la grosse racine j échantillonnée à 2m

$t(Si)_{RGpp}$ = teneur en sucre i de la grosse racine j échantillonnée près des pivots

Les valeurs de ces gradients sont présentées au tableau VI-1. Etant d'ordres de grandeur très différents selon les sucres, on regardera l'accroissement relatif des teneurs entre RGpp et RG2m, afin de comparer les sucres entre eux. Cet accroissement s'exprime par la relation :

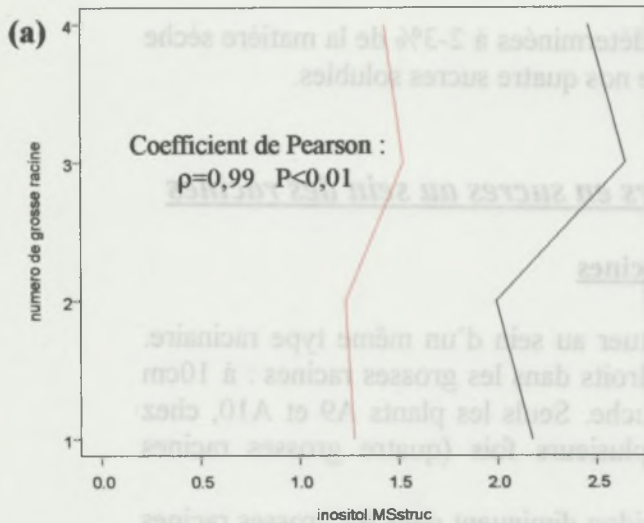
$$A(Si)_j = [t(Si)_{RG2m} - t(Si)_{RGpp}] / t(Si)_{RGpp}$$

L'accroissement relatif des teneurs en fructose et glucose entre RGpp et RG2m est plus fort que celui en inositol, saccharose et amidon, surtout pour le plant A10 (stade croissance de fruits), mais aussi plus variable (figure VI-1). Les teneurs en fructose et glucose des RG2m sont alors en moyenne trois fois plus élevées que celles des RGpp.

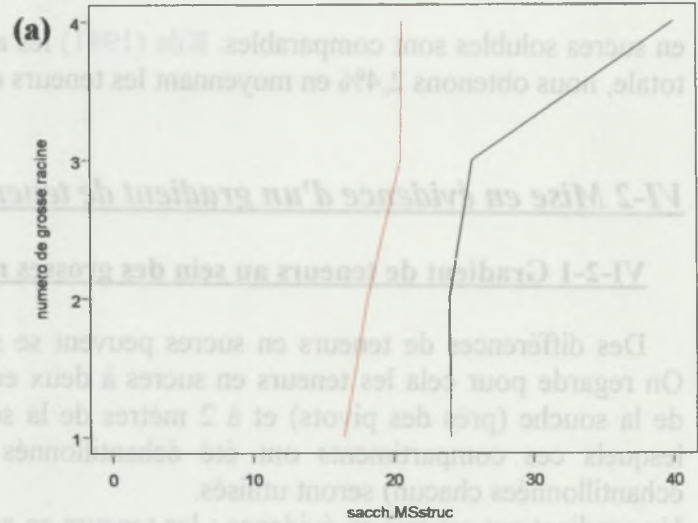
➤ Limite à l'estimation du gradient et de l'accroissement relatif des teneurs le long des grosses racines

Les grosses racines prises à 2 mètres ne sont pas échantillonnées de la même manière que les grosses racines proches des pivots. Pour les premières, on prélève une section de racine, pour les secondes, des carottes. Comme il a été montré au chapitre IV, la proportion de bois dans la carotte est supérieure à ce qu'elle est dans la section. Or l'amidon est principalement

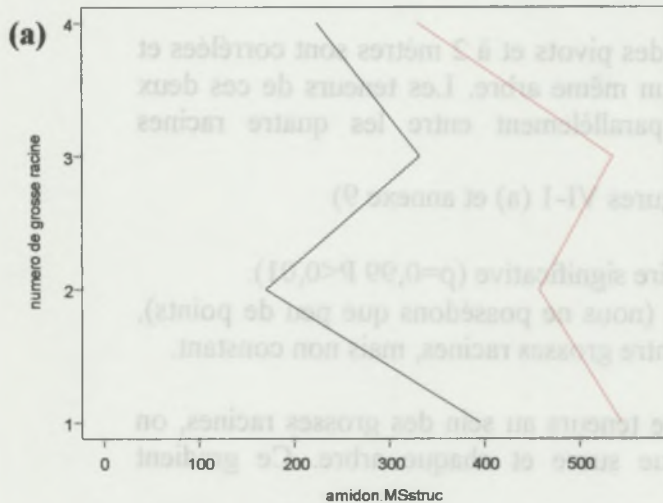
A10



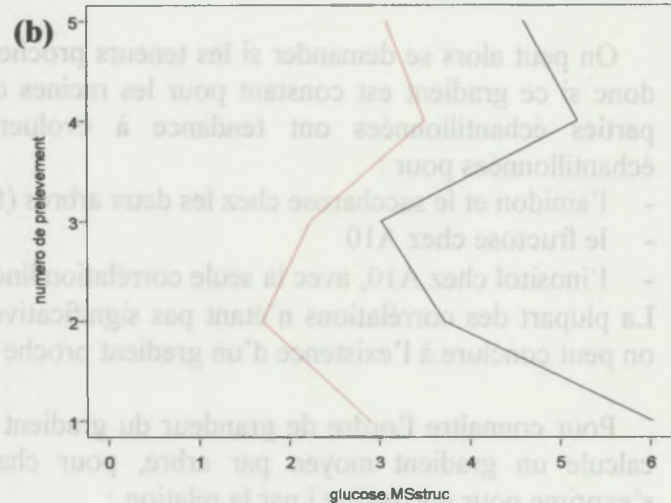
A10



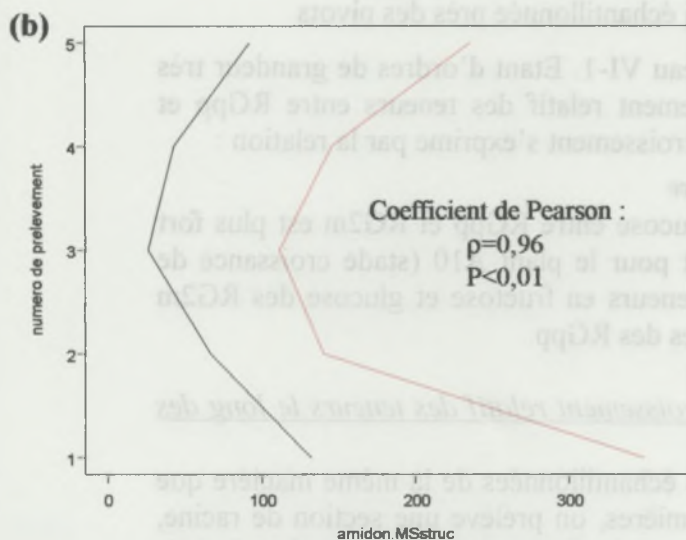
A10



A9



A10



Figures VI-2 : Variations des teneurs en sucres entre grosses racines (a) ou entre lieu de prélèvement (b) autour d'un même arbre
Seuls les graphiques les plus représentatifs sont montrés ici. D'autres sont regroupés en annexes 9 et 10. Les coefficients de corrélation de Pearson ne sont indiqués que lorsqu'ils sont significatifs.

(a) en rouge : teneurs dans RGpp

en noir : teneurs dans RG2m

(b) en rouge : teneurs dans les racines moyennes (RMo)

en noir : teneurs dans les racines fines (RFi)

stocké dans le bois (Lagier, 2003). En conséquence, l'échantillonnage par carotte (dans RGpp) tend probablement à surestimer la teneur en amidon. Le gradient en amidon négatif observé peut être alors surestimé.

Chez *Eucalyptus obliqua*, Kile (1981) a montré que la teneur en sucres solubles du bois est inférieure à celle de l'écorce, à l'inverse de l'amidon. S'il en est de même chez le manguiier, l'échantillonnage par section (dans RG2m) tendrait à surestimer les teneurs en sucres solubles. Le gradient en sucres solubles positif de RGpp à RG2m est peut être aussi surestimé.

VI-2-2 Gradient de teneurs entre racines moyennes et racines fines pour un même emplacement d'échantillonnage

Les échantillons de racines fines et moyennes sont prélevés au même endroit. Les racines fines échantillonnées ne dépendent pas forcément des racines moyennes échantillonnées, le gradient que nous recherchons ici est donc un gradient sur même emplacement d'échantillonnage (autour de la même grosse racine) et non au sein d'un même compartiment. On procède comme pour les grosses racines, en étudiant les plants A9 et A10, pour lesquels nous avons cinq échantillons répétés par compartiments, pour chaque arbre.

Un gradient net apparaît encore. Les teneurs en glucose et fructose des racines fines sont supérieures à celles des racines moyennes. Les teneurs des autres sucres y sont plus faibles. Les teneurs de ces deux compartiments ont ici aussi tendance à évoluer parallèlement entre les cinq lieux d'échantillonnage pour :

- l'inositol et le saccharose dans les grandes lignes (figures VI-2 (b) et annexe 10)
- le glucose et le fructose chez A9
- l'amidon pour les deux arbres, avec les seules corrélations linéaires significatives (A9 : $\rho=0,77$ $P<0,01$; A10 : $\rho=0,96$ $P<0,01$)

Ne connaissant pas la distance qui sépare l'échantillon de racines moyennes et celui de racines fines, on ne peut pas estimer le gradient des teneurs. On peut cependant estimer la teneur en amidon des racines fines, $t(A)_{RFi}$ à partir de celle des racines moyennes, $t(A)_{RMO}$, par :

$$\begin{aligned} t(A)_{RFi} &= t(A)_{RMO} - 0,64 * t(A)_{RMO} \\ &= 0,36 t(A)_{RMO} \end{aligned} \quad \text{pour les deux arbres}$$

Il faut tout de même émettre une limite : nous ne sommes pas certains que les racines fines et/ou les racines moyennes prélevées appartiennent à l'arbre échantillonné.

On conclue que :

- ✓ il existe des gradients de teneurs en sucres au sein du système racinaire : le long des grosses racines et entre racines moyennes et fines prélevées au même endroit (autour de la même grosse racine)
- ✓ pour le saccharose et l'amidon, sucres prépondérants, le gradient n'est pas constant entre grosses racines, mais reste proche
- ✓ le gradient de teneur en amidon entre racines fines et moyennes peut être considéré constant entre lieux d'échantillonnage.

stocké dans le bois (Lagier, 2007). En conséquence, l'échantillonnage par carotte (dans RGpp) tend probablement à surestimer la teneur en amidon. Le gradient en amidon négatif observé peut être alors surestimé.

Chez *Eucalyptus obliquus*, Kille (1981) a montré que la teneur en sucres solubles du bois est inférieure à celle de l'écorce, à l'inverse de l'amidon. S'il en est de même chez le mangouier, l'échantillonnage par section (dans RG2m) tendrait à surestimer les teneurs en sucres solubles. Le gradient en sucres solubles positif de RGpp à RG2m est peut être aussi surestimé.

VI-3-3 Gradient de teneurs entre racines moyennes et racines fines pour un même emplacement d'échantillonnage

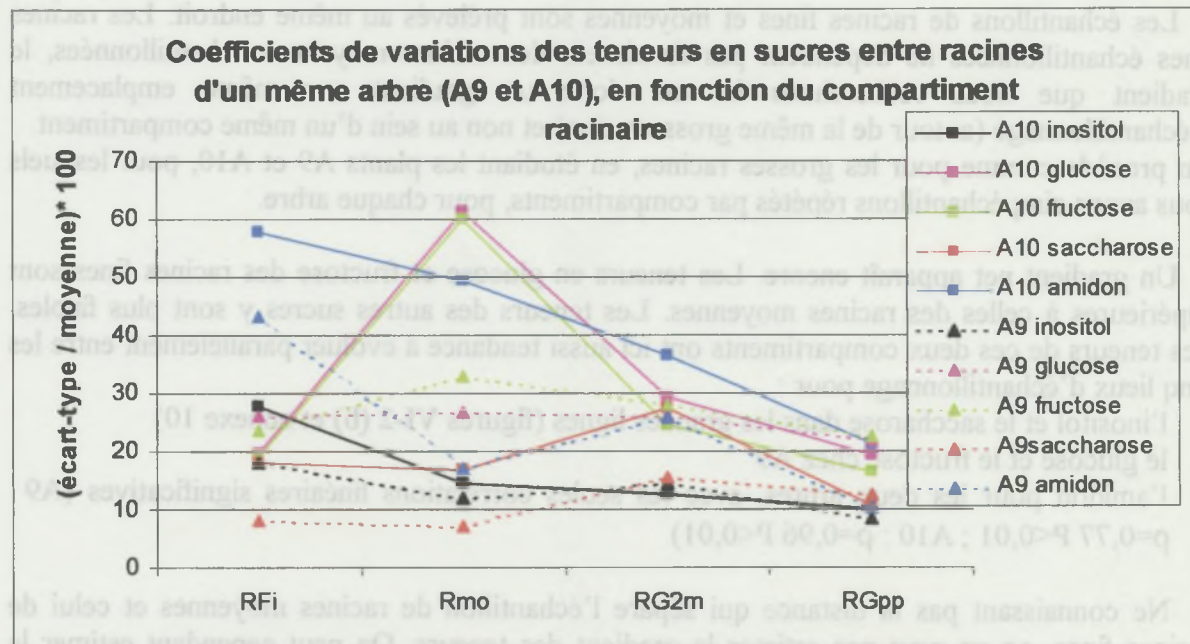


Figure VI-3 : Coefficient de variation des teneurs en sucres entre racines d'un même arbre par compartiment racinaire

Il faut tout de même émettre une limite : nous ne sommes pas certains que les racines fines et/ou les racines moyennes prélevées appartenant à l'arbre échantillonné.

On conclue que :

- ✓ il existe des gradients de teneurs en sucres au sein du système racinaire : le long des grosses racines et entre racines moyennes et fines prélevées au même endroit (autour de la même grosse racine)
- ✓ pour le saccharose et l'amidon, sucres prépondérants, le gradient n'est pas constant entre grosses racines, mais reste proche
- ✓ le gradient de teneur en amidon entre racines fines et moyennes peut être considéré constant entre lieux d'échantillonnage.

VI-3 Effet de la racine sur les teneurs en sucres : variabilité radiale autour d'un même arbre

Pour les trois arbres excavés : C9, A9 et A10, nous possédons plusieurs échantillons pour un même compartiment (cinq échantillons de racines fines, cinq de racines moyennes, quatre de grosses racines prises à 2 mètres et proches du pivot pour A9 et A10). C'est donc sur ces arbres uniquement que nous travaillons.

VI-3-1 Coefficient de variation des teneurs de chaque sucre entre racines et par arbre

La figure VI-3 montre des variations de teneurs en sucres très fortes : l'écart-type équivaut rarement à moins de 10% de la moyenne, et peut atteindre 60%.

On note par ailleurs :

- une variabilité entre racines du même type (radiale) des teneurs quelque soit le sucre considéré
- une variation moins importante lorsque l'on se rapproche du pivot

Pour un même compartiment et au fur et à mesure que l'on s'éloigne des pivots, les prélèvements autour de l'arbre sont de plus en plus distants entre eux. L'échantillonnage proche des pivots est donc plus homogène.

On a aussi constaté que les grosses racines se ramifient souvent entre leur insertion dans la souche et la zone de prélèvement à 2 mètres, la variabilité est donc plus forte pour ce dernier compartiment.

Nous ne sommes par ailleurs pas certains, comme il a été dit précédemment, que les racines fines et/ou les racines moyennes prélevées appartiennent à l'arbre échantillonné.

Tout ceci explique une augmentation de la variabilité des teneurs lorsque l'on s'éloigne des pivots.

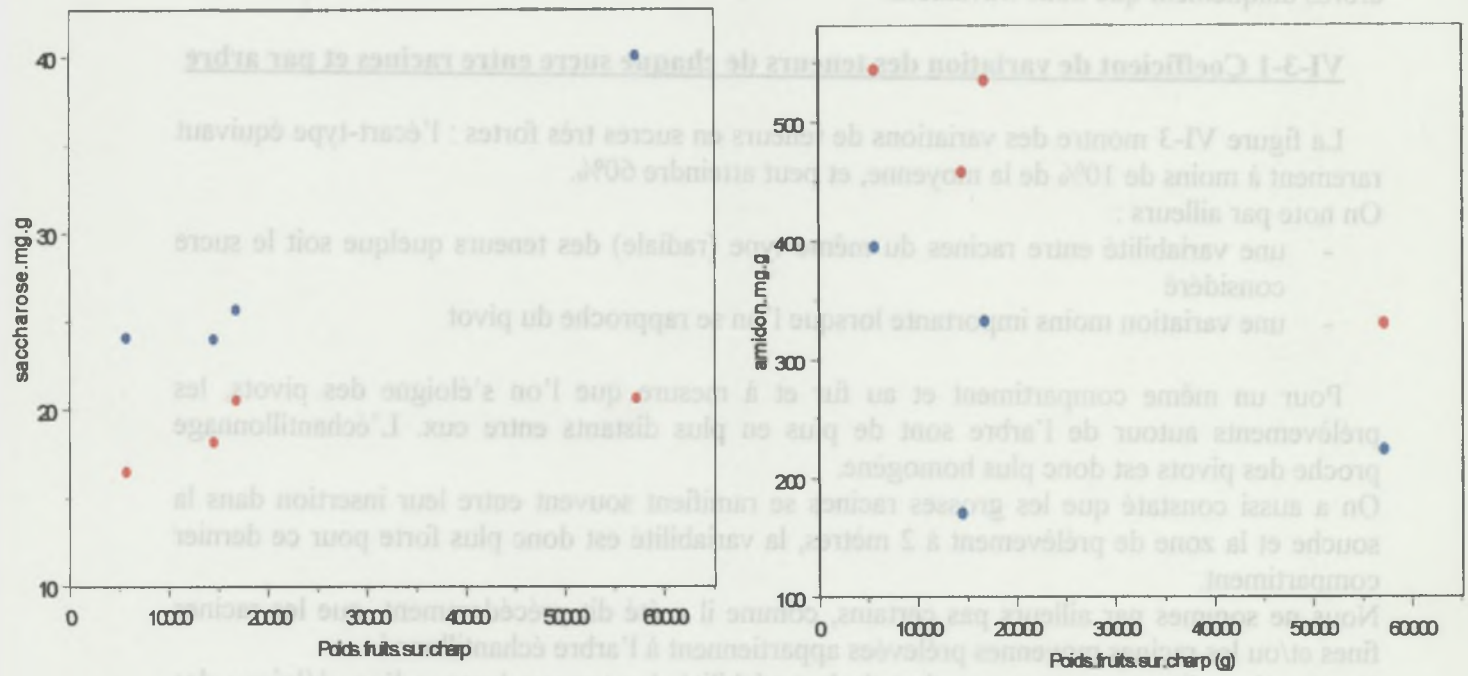
VI-3-2 Variabilité des teneurs entre grosses racines

Nous avons vu qu'il existe un gradient des teneurs en saccharose et amidon le long des grosses racines. La forte variabilité observée entre racines pour les deux parties échantillonnées (près des pivots et à 2m) est donc liée à la grosse racine elle-même. On cherche donc à corréler ces variations de teneurs à des caractéristiques propres à la grosse racine pour les deux sucres cités. Plusieurs facteurs ont été envisagés :

- angle cardinal d'orientation des racines sur la souche
- angle radial d'insertion des racines sur la souche
- profondeur d'insertion de la racine
- section de la charpentièrre (sous le niveau 1) se trouvant le plus à l'aplomb de la grosse racine
- poids et nombre de fruits portés par cette charpentièrre pour A10

Chaque grosse racine évolue à un endroit différent, où le sol peut avoir des caractéristiques différentes. L'orientation et l'insertion (angle et profondeur) de la racine sont des indicateurs de ces différents milieux. La section de la charpentièrre la plus à l'aplomb et sa charge en fruit éventuelle relient des caractéristiques du système racinaire à des caractéristiques du système aérien.

Seuls le nombre et le poids de fruits (tous deux très fortement corrélés) portés par la charpentièrre la plus à l'aplomb semblent liés aux teneurs en sucres des RG2m d'une part et



Figures VI-4 : Teneurs en saccharose et amidon des grosses racines du plant A10 en fonction de la charge en fruit de la charpentière se trouvant le plus à l'aplomb

La charge en fruits est exprimée en g de fruit/ charpentière
points rouges : RGpp **points bleus : RG2m**

des RGpp d'autre part. Ces deux variables seraient positivement liées à la teneur de la racine en saccharose et négativement à celle en amidon (figures VI-4).

La teneur en amidon diminue lorsque la charge en fruit augmente ; celle en saccharose augmente. Ceci indique une conversion de l'amidon en saccharose, sucre circulant.

Ces liens entre les teneurs en sucres et la charge en fruits incitent à penser à l'existence de chemins préférentiels de vaisseaux des racines aux compartiments supérieurs. Si la mobilisation des réserves et l'allocation des ressources se fait à l'échelle de l'arbre en fonction de la demande des puits, on peut proposer deux hypothèses expliquant ces liens :

- une **forte charge en fruit** implique une **forte demande en sucres**. Ceux-ci seraient mobilisés entre autre au niveau des grosses racines correspondantes, sous forme de saccharose, sucre circulant
- **les réserves en amidon** de certaines grosses racines peuvent être **faibles**. Par conséquent, la quantité de sucres mobilisables y serait faible aussi. Lors de la fructification, les demandes des sous-charpentières les plus à l'aplomb de ces racines pourraient, dans ce cas, ne pas être satisfaites, ce qui conduirait à une **charge en fruits faible**.

Une autre hypothèse peut être que charge en fruit de la charpentièrre et teneurs en sucres dans les grosses racines subissent en même temps l'influence d'un autre facteur.

Les résultats des analyses de sucres faites sur le système aériens permettront d'étayer ces différentes hypothèses.

Afin de tirer de meilleures conclusions sur les causes de la variabilité des teneurs, il faudrait avoir un plus grand jeu de données : nombre d'échantillons plus grand, sur plusieurs arbres, en relevant les différents facteurs envisagés de façon plus précise. Notamment, une grande différence de charge en fruits entre sous-charpentières ayant été notée, il faudrait plutôt regarder les charges en fruits des sous-charpentières les plus à l'aplomb plutôt que celles des charpentières. Une analyse en composantes principales pourrait alors déterminer quels sont les facteurs qui influencent le plus les teneurs.

VI-3-3 Variabilité radiale des teneurs pour les autres racines (fines et moyennes)

Comme pour les grosses racines, on a montré à l'aide des teneurs en sucres dans les racines fines et moyennes une forte variabilité entre emplacements d'échantillonnage. La seule caractéristique de ces emplacements que nous ayons ici est l'orientation du prélèvement.

Aucune relation n'apparaît.

La forte variabilité radiale des teneurs en sucres implique qu'une racine prise au hasard, n'est pas vraiment représentative de l'arbre. Les données des arbres non excavés, n'ayant été échantillonnées qu'une seule fois par type racinaire serait donc difficilement exploitables.

VI-4 Effet du plant sur les teneurs en sucres pour un même stade phénologique

On étudie ici les teneurs en sucres dans les trois arbres échantillonnés à chaque stade. Pour les arbres excavés (échantillonnés plusieurs fois sur un même compartiment), on utilise la teneur moyenne de chaque compartiment. Pour les deux arbres restés en place, n'ayant été échantillonnées qu'une seule fois par type racinaire, nous utilisons cette valeur, bien qu'elle soit peu représentative de l'arbre d'après les résultats précédents.

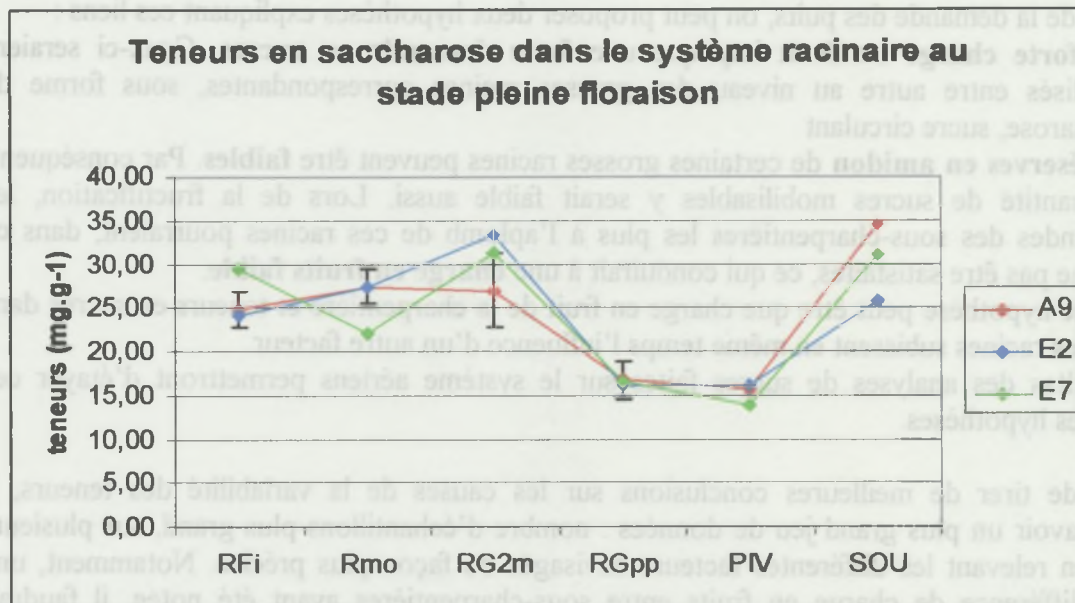


Figure VI-5 : Teneur en saccharose dans les différents compartiments du système racinaire

Le plant A9 a été excavé, il a été échantillonné plusieurs fois pour les RFi, RMo, RG2m et RGpp. La courbe représente les teneurs moyennes dans ces compartiments, les écart-types sont indiqués par les traits verticaux, sur la courbe. Pour les autres arbres, échantillonnés une seule fois, les courbes indiquent la seule valeur obtenue pour ces plants.

Les teneurs en sucres entre compartiments, pour les trois arbres, se recoupent et suivent globalement la même évolution des racines fines aux feuilles les plus jeunes (figure VI-5). Ceci suggère qu'aucune différence de teneurs n'existe entre plants.

Cependant, leurs écart-types pour l'arbre excavé sont très variables selon le sucre et le compartiment considéré, et peuvent être grands. Ceci confirme ce qui a été vu au paragraphe précédent. Parfois les écarts-types des teneurs de l'arbre excavé incluent les teneurs des deux autres arbres, parfois non. Il est donc difficile de déterminer pour l'ensemble du système racinaire si la variabilité au sein d'un même plant (variabilité intraplant) est prépondérante ou si c'est celle entre plants (variabilité interplant).

- Si la variabilité intraplant est supérieure à la variabilité interplant, il n'est pas légitime de considérer qu'une seule racine est représentative de l'arbre (cas des arbres restés en place). On ne peut donc travailler que sur un seul arbre par stade, l'arbre excavé.
- Si la variabilité interplant est supérieure à la variabilité intraplant, on peut considérer qu'une seule racine représente l'arbre et donc utiliser les trois arbres de chaque stade.

Malgré les conclusions précédentes (VI-3-3 et VI-4) et afin de pouvoir poursuivre l'étude, sur tous les arbres échantillonnés, on considérera que la variabilité interplant est supérieure à la variabilité intraplant.

On admettra aussi que ces deux variabilités sont faibles et donc que les plants d'un même stade n'ont pas de fortes différences de teneurs en sucres.

VI-5 Effet du stade phénologique sur les teneurs en sucres

Les hypothèses et résultats précédents permettent de calculer, pour chaque stade et chaque compartiment, une teneur en sucres moyenne sur les trois arbres échantillonnés.

On cherche alors si le stade phénologique et le compartiment ont un effet sur les teneurs en sucres. Le stade n'a un effet (hautement significatif) que sur le logarithme de la teneur en saccharose (transformation logarithmique afin de stabiliser les résidus, $P < 0,01$; tableau complet de l'analyse de la variance en annexe 11). Le compartiment en a sur toutes les teneurs en sucres.

Dans les racines moyennes, la teneur en saccharose au stade repos avant floraison est significativement supérieure à celle des stades pleine floraison et croissance de fruit. Il y a donc une diminution brutale de la teneur dans ce compartiment entre les deux premiers stades.

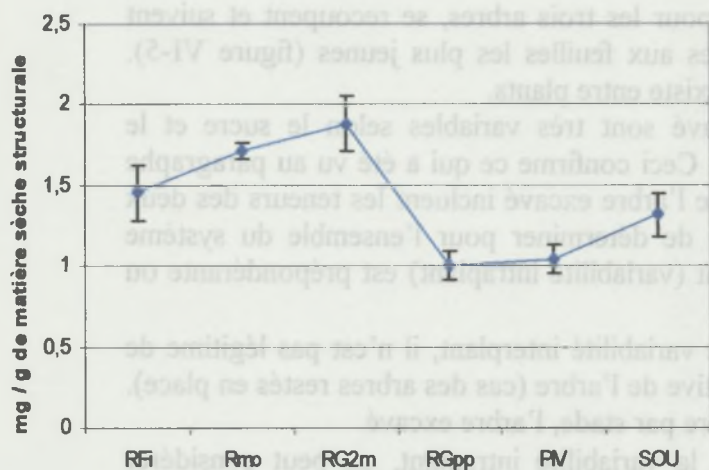
Dans la souche et les grosses racines prises à 2 mètres cette teneur au stade repos avant floraison n'est significativement supérieure qu'à celle du stade croissance de fruit. La diminution des teneurs est ici progressive entre les trois stades.

Dans les autres compartiments racinaires, les teneurs en sucres ne sont pas significativement différentes entre stades.

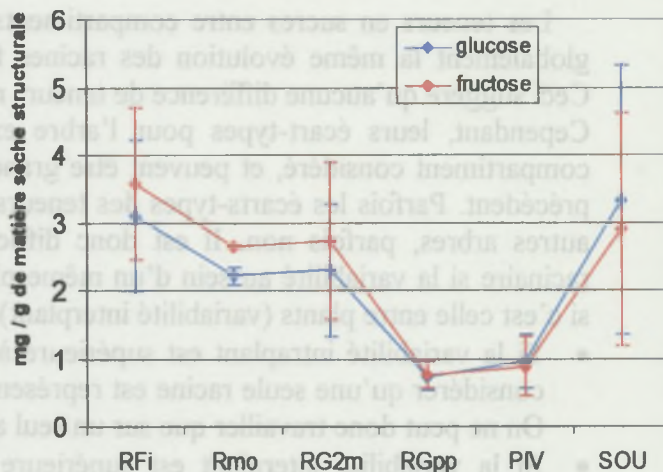
On peut proposer deux hypothèses expliquant cette diminution :

- 1) si les réserves du système racinaire sont mobilisées pour les demandes du système aérien :
Le saccharose est le principal sucre circulant. Lors de la floraison et de la fructification, il est exporté vers les puits demandeurs.
Les teneurs en amidon sont très élevées. La quantité d'amidon convertie en saccharose n'est, à ce stade, pas encore assez importante pour faire diminuer sa teneur. Elle diminuerait certainement au cours du stade suivant (fin de récolte).

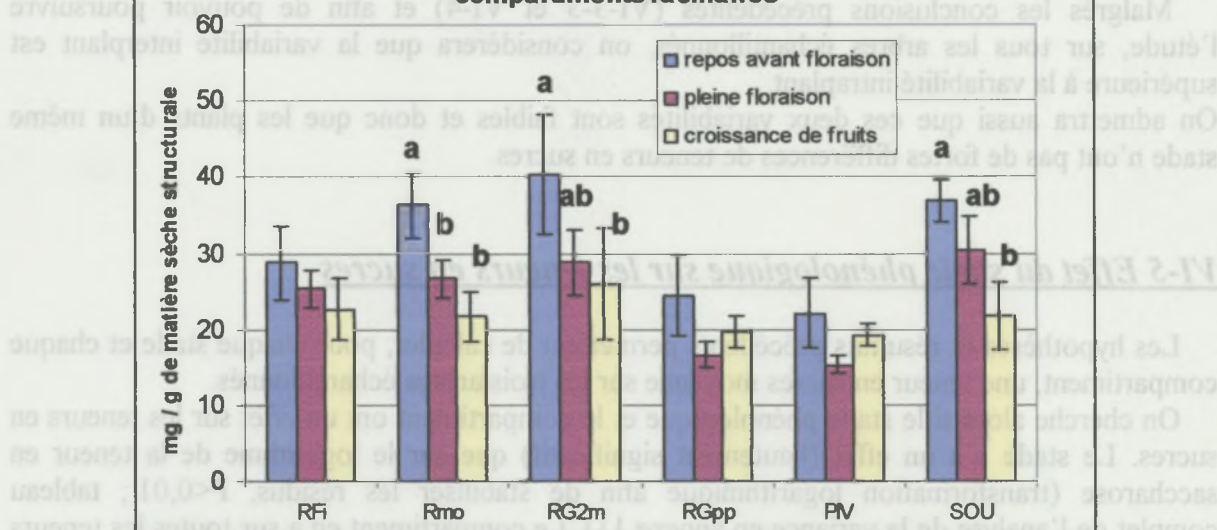
Teneur moyenne en inositol des différents compartiments racinaires



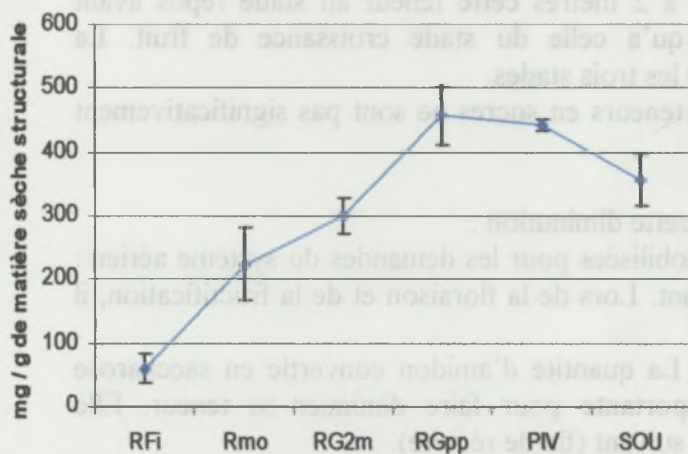
Teneurs moyennes en glucose et fructose des différents compartiments racinaires



Teneur moyenne en saccharose des différents compartiments racinaires



Teneur moyenne en amidon des différents compartiments racinaires



Figures VI-6 : Teneurs moyennes en sucres des différents compartiments racinaires

Pour le saccharose, les différences de teneurs entre stades étant significatives, chaque stade a été séparé.

Pour les autres sucres, tous les arbres ont été regroupés, quelque soit le stade.

Les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 5% (test de Tukey de comparaison multiple des moyennes).

- 2) si les réserves du système racinaire ne sont pas mobilisées pour les demandes du système aérien, mais juste alimenté par celui-ci :

L'apparition de nouveaux puits dans le système aérien (fleurs ou fruits) empêche la réorientation du saccharose vers le système racinaire. On observe d'ailleurs une diminution voir un arrêt de la croissance racinaire à ces stades. Les autres teneurs en sucres ne sont pas affectées.

La stabilité entre stades observée pour la teneur en amidon est contradictoire avec ce qui a été montré par [Davie et Stassen \(1997\)](#) sur le cultivar Sensation en Afrique du Sud. Les auteurs concluent à une diminution progressive de la teneur en amidon d'août (floraison) à février (récolte des fruits).

De même, sur l'avocatier, [Scholefield \(1985\)](#) a montré une chute de la teneur en amidon au cours de la floraison et de la croissance du fruit.

Chez le clémentinier, la teneur en amidon diminue aussi entre le repos végétatif et la nouaison des fruits, alors que celle en saccharose dans les racines moyennes augmente un peu puis chute fortement ([Marchal et Folliot, 1992](#)).

VI-6 Effet du compartiment sur les teneurs en sucres

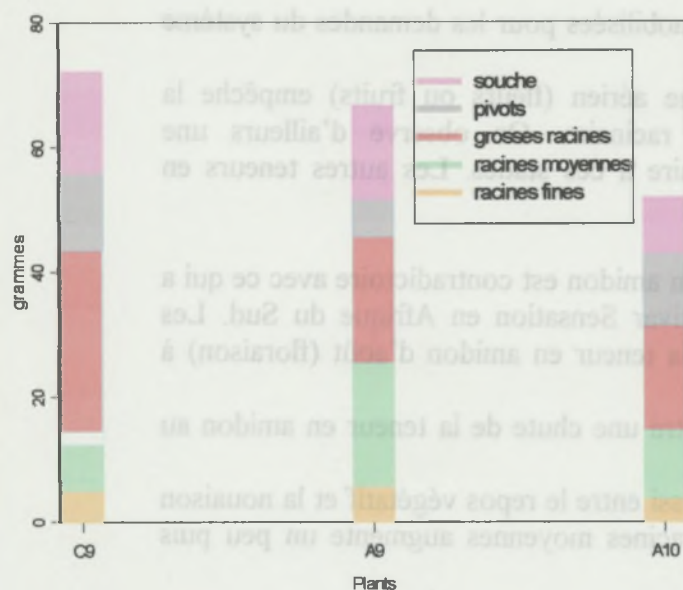
Toutes les analyses précédentes ont montré de fortes différences de teneurs entre compartiments. L'effet de ce facteur est hautement significatif quelque soit le sucre considéré (tableau d'analyse de la variance en annexe 11).

Les teneurs en saccharose sont significativement différentes entre stades pour certains compartiments, mais l'évolution générale d'un compartiment à l'autre est la même. On peut alors décrire cette évolution pour chaque sucre (figures VI-6 et tableau VI-2 face à la page 52) :

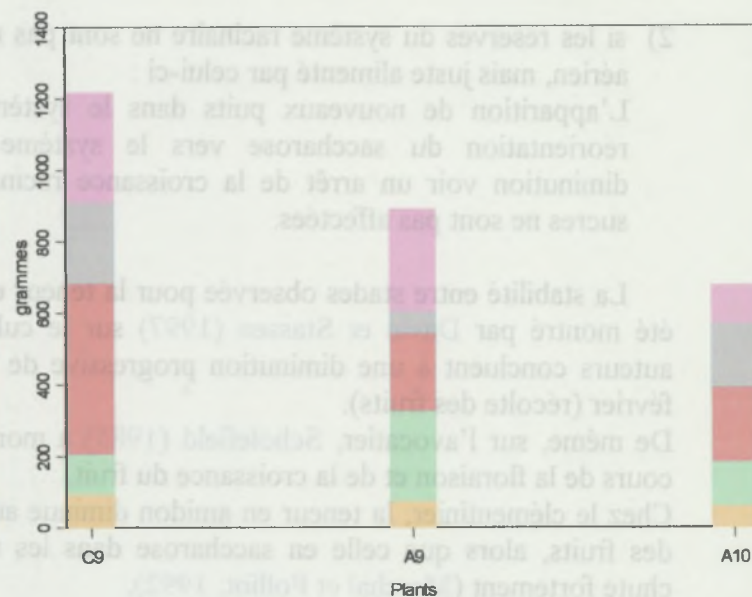
- inositol : quelque soit le plant, la teneur augmente de manière générale des racines fines aux grosses racines prises à 2 mètres (RG2m). Elle diminue ensuite vers les grosses racines proches du pivot (RGpp), et remonte au niveau de la souche.
- glucose et fructose varient de la même façon. Leur teneur diminue plus ou moins régulièrement jusqu'aux pivots ou RGpp et augmente à nouveau au niveau de la souche.
- saccharose : quelque soit le stade, la teneur augmente des racines fines aux RG2m en atteignant son maximum absolu. Puis elle chute jusqu'au pivot avant d'atteindre un maximum relatif au niveau de la souche.
- amidon : la teneur, très faible au niveau des racines fines, atteint un maximum au niveau des pivots ou RGpp, et décroît vers la souche. Ce résultat correspond aux observations cytologique effectuée sur des arbres de la même parcelle au stade flush végétatif : le nombre de grains d'amidon et leur taille augmente des racines fines aux pivots ([Lagier, 2003](#)).

Il faut aussi noter que les différences entre compartiments observées pour la teneur en saccharose sont bien inférieures à celles observées pour les autres sucres. Son coefficient de variation entre compartiment est de 20,5% en moyenne sur les trois stades, alors que pour le glucose, le fructose et l'amidon, il est respectivement de 65,8%, 64,35% et 49,9% (annexe 12).

inositol : répartition dans le système racinaire



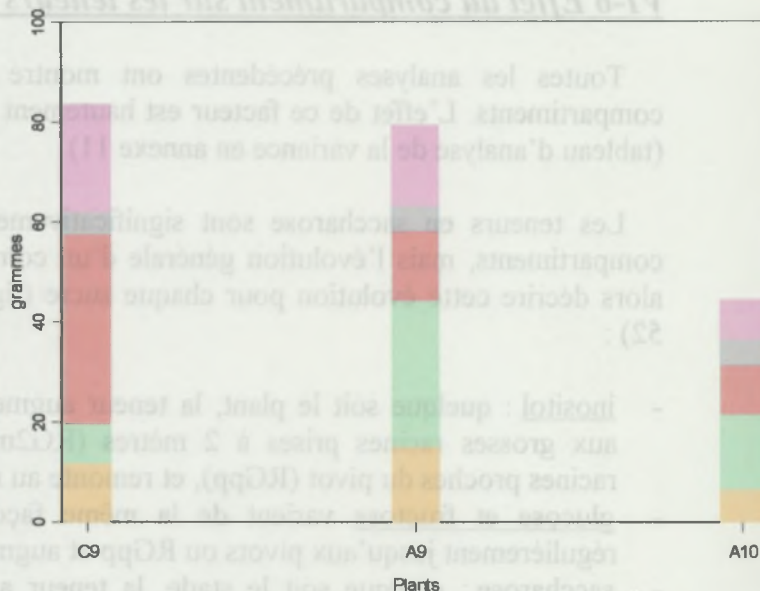
saccharose : répartition dans le système racinaire



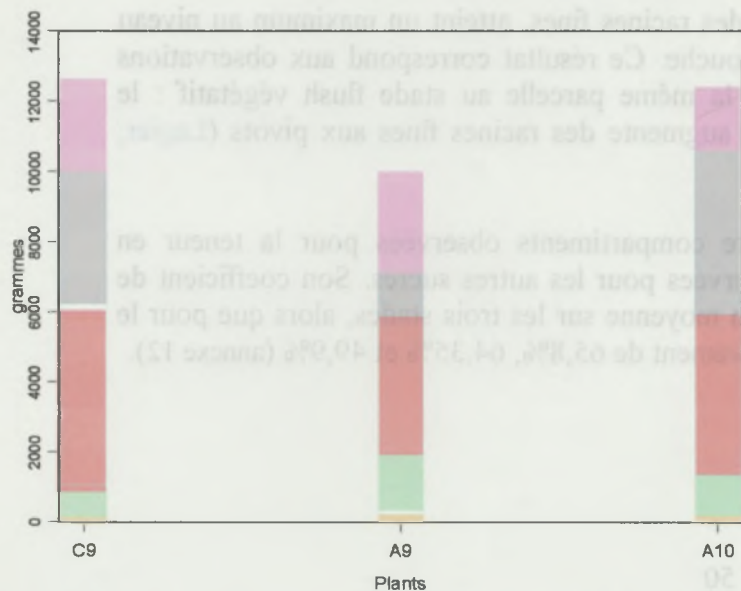
glucose : répartition dans le système racinaire



fructose : répartition dans le système racinaire



amidon : répartition dans le système racinaire



Figures VI-7 : Répartition (en grammes) des différents sucres dans les compartiments du système racinaire, au cours de trois stades phénologiques

Le glucose est le sucre utilisé par les cellules. Une plus forte demande dans les apex racinaires, des racines fines, pourrait expliquer sa plus forte concentration dans ce compartiment.

L'amidon est principalement stocké dans le bois (Lagier, 2003). La part de bois dans les pivots et les grosses racines, compartiments plus vieux, est supérieure à ce qu'elle est dans les racines moyennes puis fines. Ceci explique que la concentration en amidon dans ces compartiments soit donc décroissante.

Les différences de teneurs en saccharose en amidon entre racines fines et moyennes présentées ici sont à l'inverse de celles observées sur le clémentinier par Marchal et Folliot (1992).

Les auteurs ont montré que les teneurs en saccharose sont d'autant plus fortes que le diamètre des racines est faible : 2,2, 1,75 et 0,55% de la matière fraîche dans le chevelu racinaire, racines fines et moyennes respectivement au stade repos avant floraison et 2,8, 1,45, 0,75% au stade nouaison des fruits. (pour les manguiers étudiés les teneurs dans les racines fines puis moyennes diminuent de 1,03 à 0,91% au stade repos avant floraison et de 0,67 à 0,65% au stade croissance du fruit).

Il en est de même pour l'amidon. Au stade repos avant floraison, les racines fines contiennent entre 11,5 et 14% de la matière fraîche d'amidon, alors que les racines moyennes : 7,7% (nous obtenons 1% et 8,2% respectivement). Au stade nouaison des fruits, les teneurs sont de 6,2-6,5% et 5,8% respectivement (chez les manguiers étudiés : 2,18 et 6,3%). Par ailleurs, on peut remarquer que les teneurs dans les racines moyennes sont du même ordre de grandeur pour les deux espèces.

VI-7 Quantité de sucres dans les différents compartiments racinaires

La quantité de sucre d'un compartiment est calculée à l'aide de la teneur en sucre et de l'estimation de la biomasse sèche de ce compartiment. L'étude ne concerne donc que les arbres excavés : C9 (stade repos avant floraison), A9 (pleine floraison) et A10 (croissance de fruit).

VI-7-1 Masses totales et évolution au cours du cycle phénologique

Les trois plants ont une biomasse racinaire sèche comparable (53,23 kg pour C9, 47,01 pour A9 et 46,37 pour A10). On peut donc étudier l'évolution des masses de sucres au cours du cycle phénologique.

La masse totale d'inositol, de fructose et de glucose est à peu près équivalente aux stades repos avant floraison et pleine floraison, mais inférieure au stade croissance de fruit (figures VI-7). Elles varient entre 45 et 80 grammes.

La quantité de saccharose diminue de presque de moitié entre le repos avant floraison et la croissance des fruits, passant de 1,2 kg à 0,7 kg.

La masse totale d'amidon au stade pleine floraison est inférieure aux deux autres stades. Pour les trois stades, elle varie entre 10 et 13 kg.

Il faut noter que bien que la masse totale du système racinaire de ces trois plants soit proche, celle de certains compartiments ne l'est pas. Ceci met en évidence une limite de l'étude de l'évolution de la quantité absolue de sucres au cours du cycle phénologique : nous avons affaire à des arbres différents.

Compartiment	MS moyenne (kg)	Sucre	Teneur moyenne en sucre (g/100g MS)	Masse de sucre moyenne (g)	Contribution du compartiment à la masse totale de chaque sucre dans le système racinaire(%)
Rfi	3,05	inositol	1,62	5	7,69
		fructose	3,09	11	15,86
		glucose	3,58	10	14,06
		saccharose	24,81	76	9,65
		amidon	65,72	174	1,53
Rmo	7,54	inositol	2,13	13	20,94
		fructose	2,19	17	26,49
		glucose	2,63	15	22,19
		saccharose	27,09	162	22,93
		amidon	215,61	1256	11,20
RG (RG2m / RGpp)	16,95	inositol	1,97 (2,48 / 1,45)	23	36,03
		fructose	1,34 (1,98 / 0,69)	21	28,74
		glucose	1,55 (2,35 / 0,73)	18	25,14
		saccharose	24,32 (29,18 / 19,38)	302	35,44
		amidon	372,84 (290,27 / 460,19)	4582	39,29
PIV	11,16	inositol	1,51	10	16,63
		fructose	0,95	5	7,64
		glucose	0,88	5	8,16
		saccharose	18,84	154	18,17
		amidon	443,23	3223	26,63
SOU	10,17	inositol	1,81	13	21,30
		fructose	3,41	15	21,27
		glucose	2,94	20	30,46
		saccharose	28,83	235	29,64
		amidon	359,97	2432	21,36

Tableau VI-2 : Tableau récapitulatif des différentes variables conditionnant la masse de sucre présente dans chaque compartiment racinaire

La biomasse sèche (MS) moyenne, la masse de sucres moyenne et la part moyenne du compartiment sont calculées sur les trois plants excavés (C9, A9, A10).

La teneur moyenne en sucres est calculée sur les neuf plants échantillonnés aux trois stades phénologiques étudiés (sauf C9 pour RG2m et PIV).

On ne prend pas en compte les variations de teneurs en saccharose entre stades, afin de synthétiser les résultats.

Les teneurs en sucres des grosses racines (RG) sont estimées par la moyenne des teneurs des RG2m et RGpp (entre parenthèses et en italique)

Les valeurs importantes sont notées en gras.

- La souche de A10 est un peu moins importante que celle des autres arbres. Ceci peut expliquer les diminutions de masse d'inositol, de fructose et de glucose observées pour le stade croissance de fruit (l'effet du stade sur les teneurs de ces sucres a été montré non significatif).
- Les pivots de A9 pèsent peu (5,2 kg contre 14,9 et 13,4 kg chez C9 et A10), ce qui peut expliquer une masse d'amidon dans ce compartiment inférieure au stade pleine floraison.

On peut alors considérer que la masse totale de ces sucres ne diminue pas avec le stade phénologique.

Des travaux similaires ont déterminé la masse d'amidon contenue dans les racines de trois cultivars. Pour les variétés Sabre et Zill (Robert et Wolstenholme, 1992), elle est de 5,6 et 2,2 kg respectivement. Pour des arbres de la variété Sensation âgés de 11 ans, elle passe de 4,1 à 1,2 kg sur la période étudiée (Davie et Stassen, 1997).

Ces auteurs ont opté pour un modèle à six et trois compartiments respectivement pour l'arbre entier, le compartiment «racine» étant le seul sous-terrain. Si l'on considère que les racines sont l'ensemble du système racinaire (pivots et souche compris), ce qui semble être le cas, ces valeurs sont bien inférieures à celles déterminées ici. Si l'on désigne par «racines» les seules racines grosses, moyennes et fines, elles se rapprochent plus de notre valeur, d'environ 6kg. Les écarts qui persistent entre ces valeurs peuvent venir d'une taille du système racinaire différente.

VI-7-2 Variabilité entre compartiments

➤ Grosses racines

Elles sont, de façon très générale, un excellent réservoir pour les sucres (tableau VI-2). Elles contiennent à elles seules de 25 à 40% de la masse totale des différents sucres dans le système racinaire, soit 4,6 kg d'amidon et 302g de saccharose, par exemple.

L'importance de ce lieu de stockage est liée à sa masse sèche totale est importante et les teneurs en sucres y sont assez fortes.

Il faut néanmoins émettre une limite à l'estimation de la quantité de sucres contenue dans les grosses racines. Elle a été faite à partir de la moyenne des teneurs en sucres entre les échantillons prélevés à 2 mètres et ceux prélevés près des pivots. Le gradient de teneurs dans les grosses racines n'est peut être pas linéaire. La valeur utilisée peut donc être inexacte.

➤ Souche

Elle contient elle aussi de grandes quantités de sucres : 20g soit 30,5% de la masse totale de glucose dans le système racinaire, et 235g soit 30% de celle en saccharose.

Comme précédemment, les fortes teneurs en sucres et la masse sèche importante de ce compartiment expliquent ces résultats.

➤ Pivots

Ils sont un important réservoir d'amidon. Ils en contiennent en moyenne sur les trois arbres 3,2kg, soit 27% de l'amidon du système racinaire. Si l'on ne considère pas le plant A9, aux petits pivots, l'amidon contenu dans les pivots représente 33,7% de l'amidon du système racinaire.

La teneur en matière sèche de ce compartiment est forte (plus de 50%) et sa masse sèche est par conséquent élevée. La teneur en amidon y est très forte, ainsi que dans les grosses racines proches des pivots, ce qui fait de cette partie du système racinaire un lieu de stockage privilégié de l'amidon.

➤ Racines moyennes

Elles contiennent entre 20 et 26% des sucres solubles du système racinaire. Cette valeur est importante vu la masse sèche moyenne de ce compartiment.

Des teneurs en sucres solubles relativement élevées explique ceci.

➤ Racines fines

Au contraire, les racines fines sont un faible compartiment de stockage des sucres, sauf pour le glucose et le fructose. Elles contiennent respectivement 15,9% et 14,1% du total de ces sucres dans le système racinaire.

Ceci s'explique par une masse sèche faible et des concentrations en sucres basses, sauf pour le glucose et le fructose.

CONCLUSION

Les objectifs de ce travail, effectué sur le cultivar Lirfa, à La Réunion, étaient dans un premier temps de créer des bases de données permettant de regrouper et de traiter les grandes quantités d'information récoltées. Ensuite, on a étudié les teneurs en matière sèche (en particulier ses sources de variabilité) ainsi que la répartition de la biomasse dans la plante. Enfin, dans l'optique d'une cartographie spatiale et temporelle des sucres à l'échelle de l'arbre, nous nous sommes intéressés aux teneurs et à la répartition des sucres au niveau du système racinaire, pour trois stades phénologiques : repos avant floraison, pleine floraison et croissance de fruit.

Déterminer la teneur en matière sèche de chaque compartiment est nécessaire pour estimer sa biomasse sèche totale.

Les méthodes de séchage utilisées, lyophilisation et séchage à l'étuve donnent des résultats différents pour les compartiments lignifiés, selon que l'échantillon est une carotte ou une section de branche. On a montré que ces différences sont dues au type d'échantillon et non à la méthode de séchage. La plus forte proportion de bois présente dans les carottes et la teneur en matière sèche du bois plus élevée que celle de l'écorce expliquent ces différences. Pour l'estimation des biomasses sèches des compartiments ligneux, nous avons donc choisi les teneurs obtenues à l'étuve, sur des sections de compartiment, qui sont plus représentatives que celles obtenues sur carottes lyophilisées.

L'étude des sources de variabilité dans les teneurs en matière sèche a montré que seul le compartiment a un effet. Pour chaque type de compartiment (racines, bois, feuilles), plus le compartiment est vieux, plus sa teneur en matière sèche est élevée.

Une forte stabilité des biomasses sèches de chaque compartiment a été montrée dans la contribution des compartiments végétatifs à la biomasse végétative totale. Ceci autant à l'échelle de l'arbre que de la sous-charpentière. Par ailleurs, quelques uns des résultats établis sur le cultivar Lirfa sont en accord avec ceux obtenus sur la variété Sensation par [Davie et Stassen \(2000\)](#). Nous avons estimé que la part du système racinaire dans la masse sèche végétative de l'arbre se situe entre 26 et 31% ; les auteurs l'ont estimée à 23,2 et 25,6% pour des arbres de 11 et 16 ans respectivement. Nous avons aussi montré que les feuilles contribuent entre 9 et 16% à la biomasse sèche de l'arbre ; les auteurs la chiffre à 13,6 et 17,4% (arbres de 11 et 16 ans). Il serait intéressant de voir si cette stabilité persiste sur d'autres cultivars.

Des relations allométriques ont alors été établies entre la circonférence à la base de la sous-charpentière et les masses sèches des différents compartiments végétatifs. Elles permettent d'évaluer la biomasse de chaque compartiment végétatif sans manipulations destructrices et ont une application directe pour différentes modélisations : biomasses, flux de carbone... Il est cependant nécessaire de s'assurer que ces relations sont toujours vérifiées sur des arbres d'une autre parcelle du même cultivar, et pourquoi pas pour d'autres cultivars.

Les relations établies entre la circonférence à la base de la sous-charpentière et la masse sèche d'inflorescences produites ne sont pas aussi satisfaisantes. Aucune relation n'a pu être dégagée avec les masses sèches des fruits et des pousses végétatives. De nombreux autres facteurs doivent jouer sur les aspects reproducteurs.

La masse sèche de pousses végétatives émises a, par ailleurs, été reliée au comportement florifère et fructifère de l'arbre ou du rameau durant le cycle. Ceci avait été mis en évidence à l'échelle de l'arbre par plusieurs auteurs (Chacko, 1986 ; Pandey, 1998).

La relation a pu être approfondie à l'échelle de la sous-charpentière : un lien fort existe entre la masse sèche de pousses émises après la récolte par grammes d'unité de croissance et la masse sèche de fruits produite par cm^2 de section de sous-charpentière.

A l'échelle du rameau, nous avons pu quantifier la quantité de pousses émises par chaque type d'unité de croissance : 3,14g par gramme d'unité de croissance étant restées végétatives, 1,87g par gramme d'unité ayant fleuries et 0,2g par gramme d'unité ayant fructifié. L'activité végétative après récolte, c'est-à-dire la biomasse produite rapportée à la biomasse des unités de croissance, est très faible si le rameau a porté un fruit, bien inférieure à celle d'un rameau ayant fleuri sans porter de fruits et encore plus à celle d'un rameau étant resté végétatif. Ces conclusions sont les mêmes que celles auxquelles ont aboutis Issarrakraisila et Considine (1991) en établissant la proportion d'unité de croissance étant restée végétative, ayant fleuri ou fructifié, qui produisent des pousses végétatives après récolte (49,1%, 36 et 3,7% respectivement).

Les résultats des analyses de sucres de la partie aérienne permettront de vérifier et de mieux interpréter ces résultats.

L'objectif principal de l'étude dans le cadre de l'ATP, la cartographie spatiale et temporelle des principaux sucres de réserve, n'a pu être qu'abordé durant ce stage, avec des données sur le système racinaire des trois premiers stades phénologiques : du repos avant floraison à la croissance des fruits. Cependant, l'étude de la teneur en matière sèche et de la biomasse sont des préliminaires indispensables.

Sur les sucres racinaires, quelques résultats intéressants ont néanmoins été établis.

Un gradient de teneur en sucre existe le long des grosses racines. La partie proche des pivots a des teneurs plus fortes en amidon et plus faibles en sucres solubles.

De plus, de fortes variations radiales, c'est-à-dire entre grosses racines, de teneurs en sucre ont été mises en évidence. Il semblerait que la charge en fruit de la charpentière la plus à l'aplomb de la grosse racine soit liée positivement sa teneur en saccharose et négativement à celle en amidon. Il sera alors très intéressant de relier les résultats des analyses de sucres de la partie aérienne à ceux obtenus sur la partie racinaire pour tenter d'expliquer les variations de teneurs entre grosses racines observées.

L'étude de la variation des teneurs en sucre entre les trois stades étudiés a montré que la teneur en saccharose diminue régulièrement entre le repos avant floraison et la croissance des fruits, alors que celle en amidon reste stable. Ce deuxième résultat est contraire à ce qui a été montré sur le manguier par Davie et Stassen (1997) et sur d'autres espèces, en particulier l'avocatier (Scholefield, 1985) et le clémentinier (Marchal et Folliot, 1992) : la teneur en amidon y diminuerait au cours de la floraison et de la fructification.

Des travaux sur pommier ont montré que la fructification influence le plus les teneurs en sucres des racines. Etant loin des lieux d'assimilation, elles seraient très influencées par les variations des apports et des demandes (Priesley, 1970).

Les résultats apportés par l'étude des stades phénologiques suivants, en particulier « fin de récolte », compléteront cette évolution et permettront certainement de mieux l'interpréter.

Au niveau racinaire, le principal lieu de stockage de l'amidon est l'ensemble des pivots, par leur forte teneur en amidon et leur biomasse élevée, et les grosses racines, par leur biomasse sèche importante.

Par ailleurs, certains auteurs considèrent l'hémicellulose comme matériel de réserve (Priesley, 1970) ou suggèrent fortement son rôle (Kile, 1981). Il pourrait alors être intéressant, pour des travaux futurs de considérer cette substance carbonée comme matériel de réserve.

BIBLIOGRAPHIE

Anonyme (2002). *La Mangue*. FruitTrop, 89 : 6-7.

Anonyme (2002). *La Mangue*. Dossier technico-economique. Chambre d'agriculture Réunion.

Attiwill P.M. (1962). *Estimating branch dry weight and leaf area from measurements of branch girth in Eucalyptus*. Forest Science, 8 (2) : 132-141.

Attiwill P.M. (1966). *A method for estimating crown weight in Eucalyptus, and some implications of relationships between crown weight and stem diameter*. Ecology, 47 (5) : 795-804.

Aubert B. (1975). *Possibilités de production de mangues greffées à la Réunion*. Fruits vol. 30, n°7-8 : 447-479.

Baskerville G.L. (1965). *Estimation of dry weight of tree components and total standing crop in conifer stands*. Ecology, 46 (6) : 867-869.

Bergmeyer H.U, Grassi M. and Walter H.E. (1983). *Methods of enzymatic analysis*. 3rd edn, VCH, Weinheim, Germany.

Bompard J.M. and Schnell R.J. (1997). *Taxonomy and systematics in The Mango*, Botany, Production and Uses, edited by. Litz, CAB International.

Boscagli, A. (1982). *The starch content of Fraxinus ornus L. during the yearly cycle. Histological observations*. Giorn. Bot. Ital. 116 : 41-49.

Bower J.P., Lovatt C.J., Cuttings J.G.M. and Blanke M.M. (1990). *Interaction of plant growth regulator and carbohydrate in flowering and fruit set*. Acta horticulturae 275 : 425-434.

Candolle de A. (1883). *Origine des plantes cultivées*. Librairie Germer Baillière et Cie, Paris, France : 159-161.

Chacko E.K. and Ananthanarayanan T.V. (1982). *Accumulation of reserve substances in Mangifera indica L. during flower initiation*. Z. Pflanzen physiologie, 106 : 281-285.

Chacko E.K., Reddy Y.T.N. and Ananthanarayanan T.V. (1982). *Studies on the relationship between leaf number and area and fruit development in mango*. Journal of Horticultural Science, 57 (4) : 483-492.

Chacko E.K. (1986). *Physiology of vegetative and reproductive growth in mango (Mangifera indica L.) trees*. Proceedings 1st Australian mango research Workshp, 1984, Cairns Qld, Australia, CSIRO, Melbourne Vic, 54-70.

Davenport T.L. and Nuñez-Elisea R. (1997). *Reproductive physiology in The Mango*, Botany, Production and Uses, edited by. Litz, CAB International.

Davie S.J. and Stassen P.J.C. (1997). *Mango model : starch distribution in different tissues of 'Sensation' mango tree of varying age*. Acta Horticulturae 455. Proceeding of the 5th International Mango symposium vol.1 : 143-150.

Davie S.J. and Stassen P.J.C. (2000). *Mango model : growth and development of 'Sensation' mango trees*. Acta Horticulturae 455. Proceeding of the 5th International Mango symposium vol.1 : 135-142.

Dechazal M. (2003). *Etude du système racinaire et estimation des réserves carbonées souterraines chez le manguier adulte à la Réunion*. Mémoire de fin d'étude ISTOM.

France J. and Thornley J.H.M. (1984). *Chapter 5 : Growth functions in Mathematical models in agriculture*, Butterworths edition.

Issarrakraisila M. and Considine J.A. (1991). *Pattern of vegetative and reproductive growth of mango trees in a warm temperate region of Western Australia*. Acta Horticulturae 291 : 188-197.

Kile G. A. (1981). *Annual variations in soluble sugars, starch and total food reserves in eucalyptus obliqua roots*. Forest Science. 27 (3) : 449-454.

Lagier S. (2003). *Etude histologique des réserves carbonées chez mangifera indica L. variété Lirfa*. Mémoire de maîtrise. Université Montpellier II.

Loescher W.H, McCamant T., and Keller J.D. (1990). *Carbohydrate reserves, translocations, and storage in woody plant roots*. HortScience 25 (3) : 274-281.

Marchal J. et Folliot M. (1992). *Formation et utilisation des réserves en sucres et en amidon dans les parties aériennes du clémentinier en Corse*. Fruits, Numéro spécial Agrumes : 228-240.

Mathews H. and Litz R.E. (1992). *Mango*. Biotechnology of Perennial Fruit Crops, edited by Hammerschlag and Litz, CAB International.

Monselise S.P. and Goldsmith E.E. (1982). *Alternate bearing in fruit trees*. Horticultural reviews, part 4 : 128-173.

Mukherjee S.K. (1997). *Introduction : Botany and importance in The Mango*, Botany, Production and Uses, edited by. Litz, CAB International.

Núñez-Elisea R ; et Davenport T.L., 1994. *Flowering of mango tree in containers as influenced by seasonal temperature and water stress*. Scientia Horticulturae 58 : 57-66.

Pandey R.M. (1998). *Physiology of flowering in mango*. Acta Horticulturae, 231 : 361-380.

Pardessus C. (2002). *Connaissance du fonctionnement des manguiers (M .indica L.) de cultivar 'Lirfa' : effet du défouillage sur la croissance et la production*. Mémoire de fin d'étude ENITA Clermont-Ferrand.

Paulas D. and Shanmugavelu K.G. (1989)^o. *Physiological and biochemical changes in the leaf tissues from quiescent to fruiting stages of mango*. Acta Horticulturae, 231 : 394-397.

Pechet J.L et Giacalone A. (1991). *Un nouveau concept en analyse des sucres : la chromatographie ionique couplée à l'ampérométrie pulsée*. Industrie Agricole Alimentaire, 108 : 1-4.

Pongsomboon W., Subhadrabandhu S. and Stephenson R.A. (1997). *Some aspects of the ecophysiology of flowering intensity of mango (Mangifera indica L.) cv. Nam Dok mai in a semi-tropical monsoon Asian climate*. Scientia Horticulturae 70 : 45-56.

Priestley C. A. (1970). *Carbohydrate storage and utilization*. Physiology of tree crops. London - New York, Academic press : 113 - 127.

Reddy Y.T.N and Singh G. (1991). *Further studies on the relationship between leaf number and area and fruit development in mango*. Journal of Horticultural Science, 66 (4) : 471-478.

Robert J.P. and Wolstenholme B.N. (1992). *Phenological cycles, carbohydrate status, and CPPU spray trials for four mango cultivars – current research in the Nkwadini Valley, Natal*. South African Mango Growers' Association Yearbook vol.12 : 9-13.

Scaronne F. (1969). *Recherche sur les rythmes de croissance du manguier et de quelques végétaux ligneux malagasy*. Thèse Faculté des Sciences de Clermont Ferrand : page 183.

Scholefield P.B., Sedgley M., and Alexander D.McE. (1985). *Carbohydrate cycling in relation to shoot growth, floral initiation and development and yield in the avocado*. Scientia Horticulturae, 25 : 99-110.

Scholefield P.B., Oag D.R. and Sedgley M. (1986). *The relation between vegetative and reproductive development in the mango in Northern Australia*. Australian Journal of Agricultural Research 37 : 425-433.

Singh L. (1960). *Studies in the differentiation and development of fruit-buds in mango (M. indica L.) IV. Periodical changes in chemical composition of shoots and their relation with flower-bud initiation*. Hort. Adv., 4 : 48-59.

Verheij E.W.N. (1991). *Mangifera indica* in plant Ressources of South-East Asia n°2 Edible fruits and nuts, edited by Verheij E.W.N. and Covonell R.E.

Wagle P.V. (1928). *Mémoire du Département de l'Agriculture*. India, 15 : 219-249.

Whiley A.W., Rasmussen T.S., Saranah J.B. and Wolstenholme B.N. (1989). *Effect of temperature on growth, dry matter production and starch accumulation in ten mango (Mangifera indica L.) cultivars*. Journal of Horticultural Science 64 (6) : 753-765.

ANNEXES

ANNEXE 1 : Photos

Quelques compartiments échantillonnés

ANNEXE 2 : Graphiques

Comparaison entre les pourcentages de matière sèche déterminés après séchage à l'étuve et après lyophilisation

ANNEXE 3 : Graphiques

Teneur en matière sèche en fonction de la méthode de séchage et du type d'échantillon, en bas d'une branche ou en haut

ANNEXE 4 : Graphiques

Teneur en matière sèche de l'écorce et du bois en fonction de la méthode de séchage et du type de bois échantillonné

ANNEXE 5 :

Résolution du système d'équations aboutissant à l'expression analytique de la teneur en matière sèche de la section en fonction de celle de la carotte, du bois et de l'écorce

ANNEXE 6 : Graphiques

Variation des teneurs en matière sèche après séchage à l'étuve entre plants d'un même stade

ANNEXE 7 : Tableau

Effet de la fructification sur la masse sèche de pousses végétatives émises par unité de croissance pour chaque sous-charpentière

ANNEXE 8 : Tableau

Tests et paramètres des régressions linéaires établies entre la masse sèche des différents compartiments d'une sous-charpentière entre eux ou entre la masse sèche de ces compartiments et la circonférence à la base de la sous-charpentière

ANNEXE 9 : Graphiques

Variations des teneurs en sucres entre grosses racines d'un même arbre

ANNEXE 10 : Graphiques

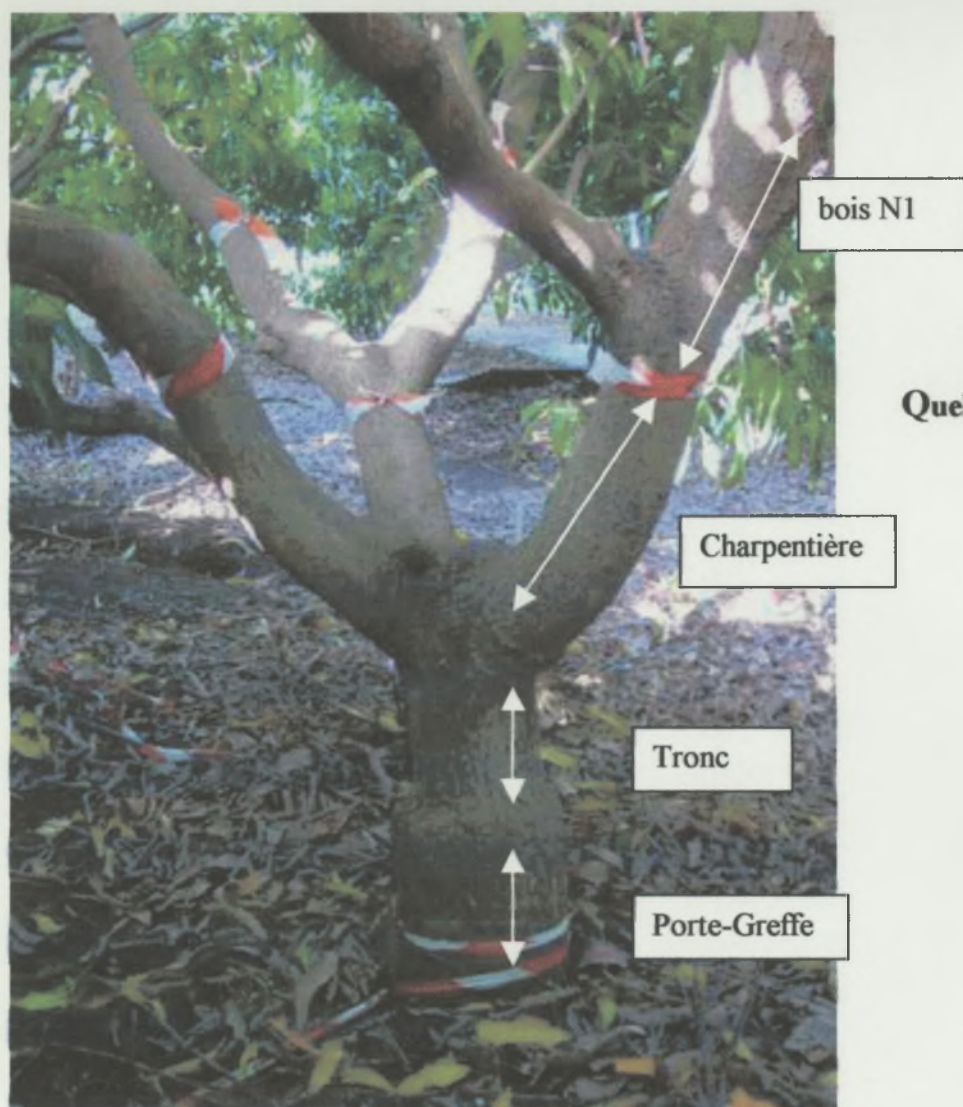
Variations des teneurs en sucres entre lieu de prélèvement autour d'un même arbre

ANNEXE 11 : Tableau

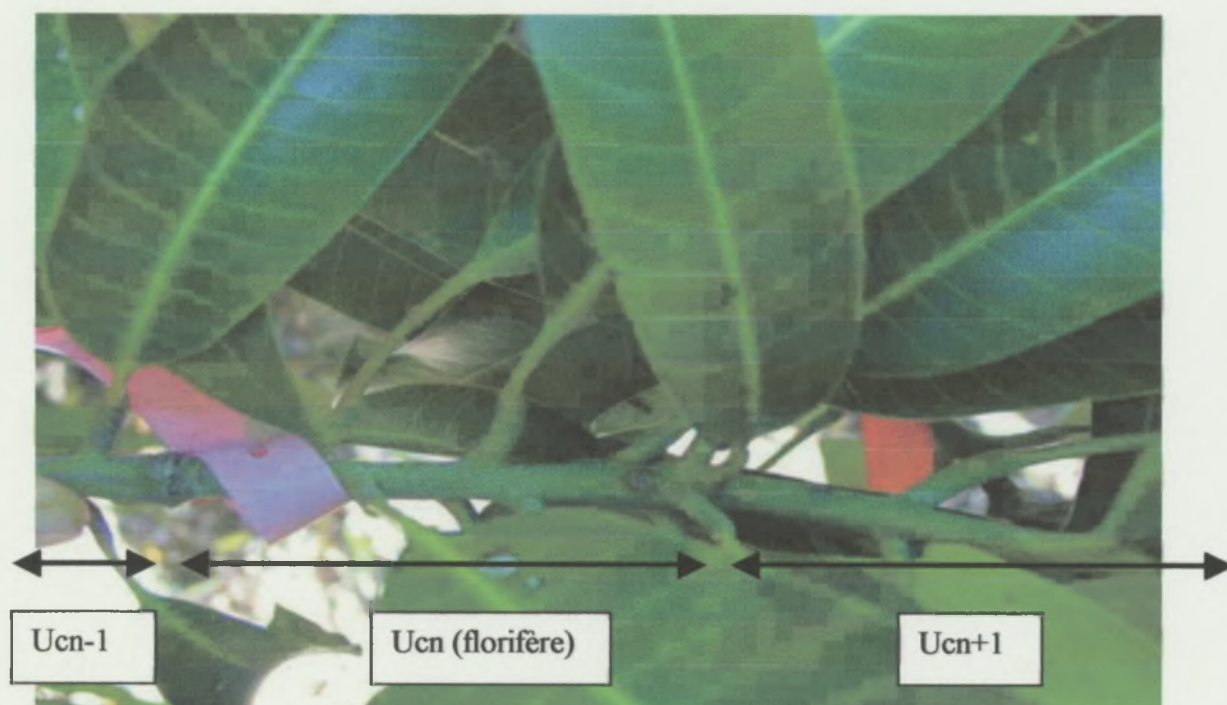
Effet du stade et du compartiment sur les teneurs en sucres dans le système racinaire

ANNEXE 12 : Tableau

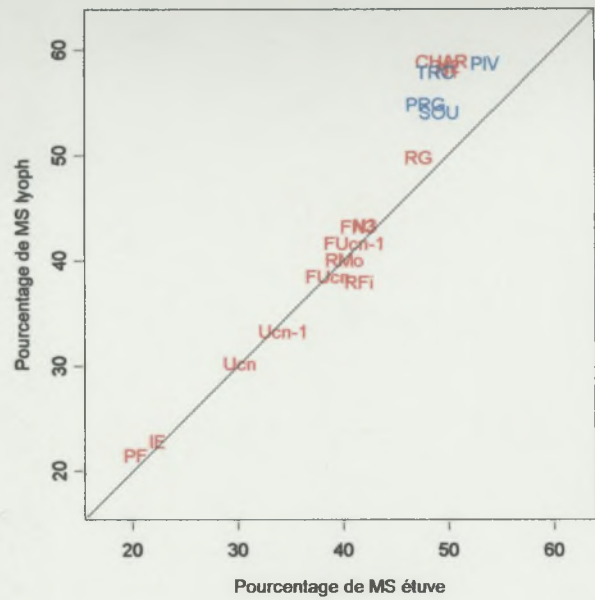
Coefficient de variations des teneurs en sucres entre les différents compartiments racinaires



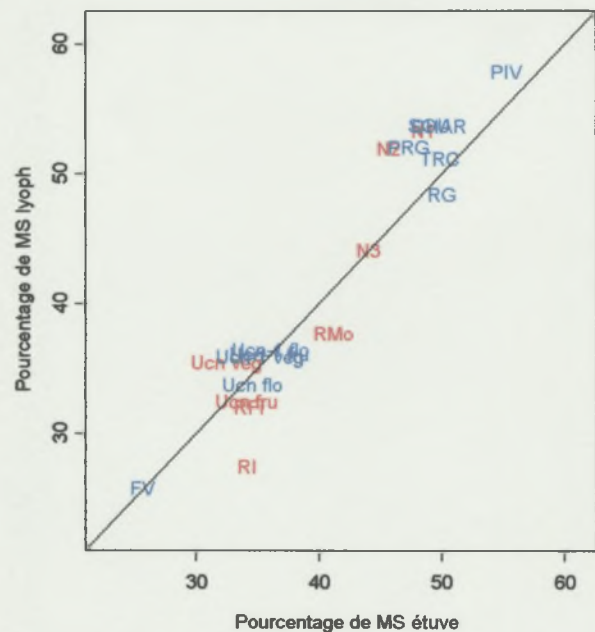
ANNEXE 1 :
Quelques compartiments échantillonnés



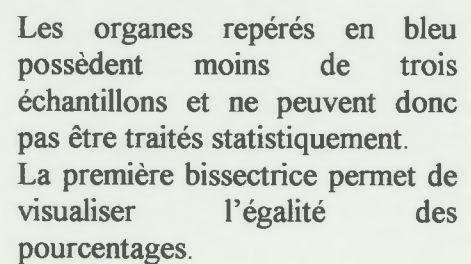
Plant A9

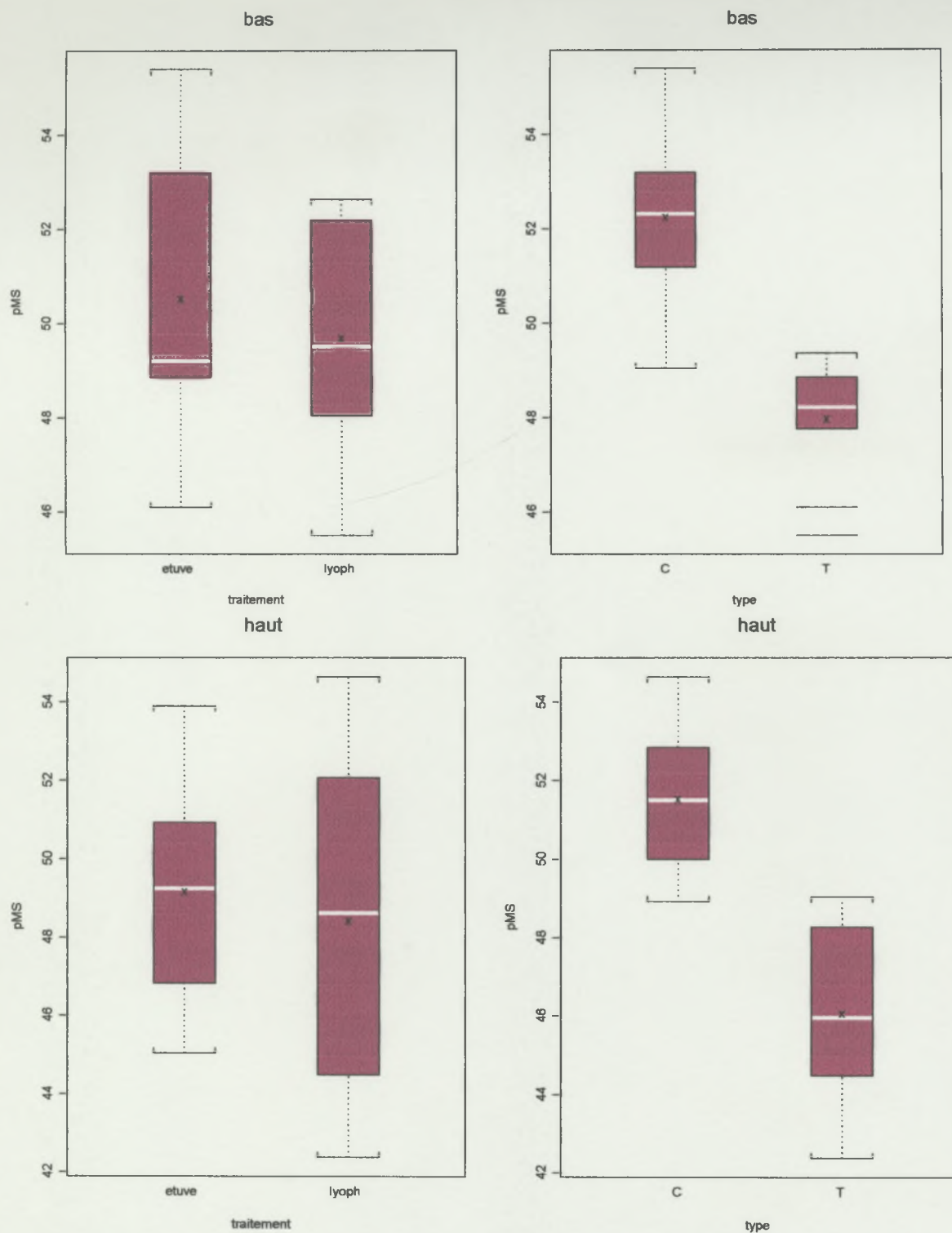


Plant A10



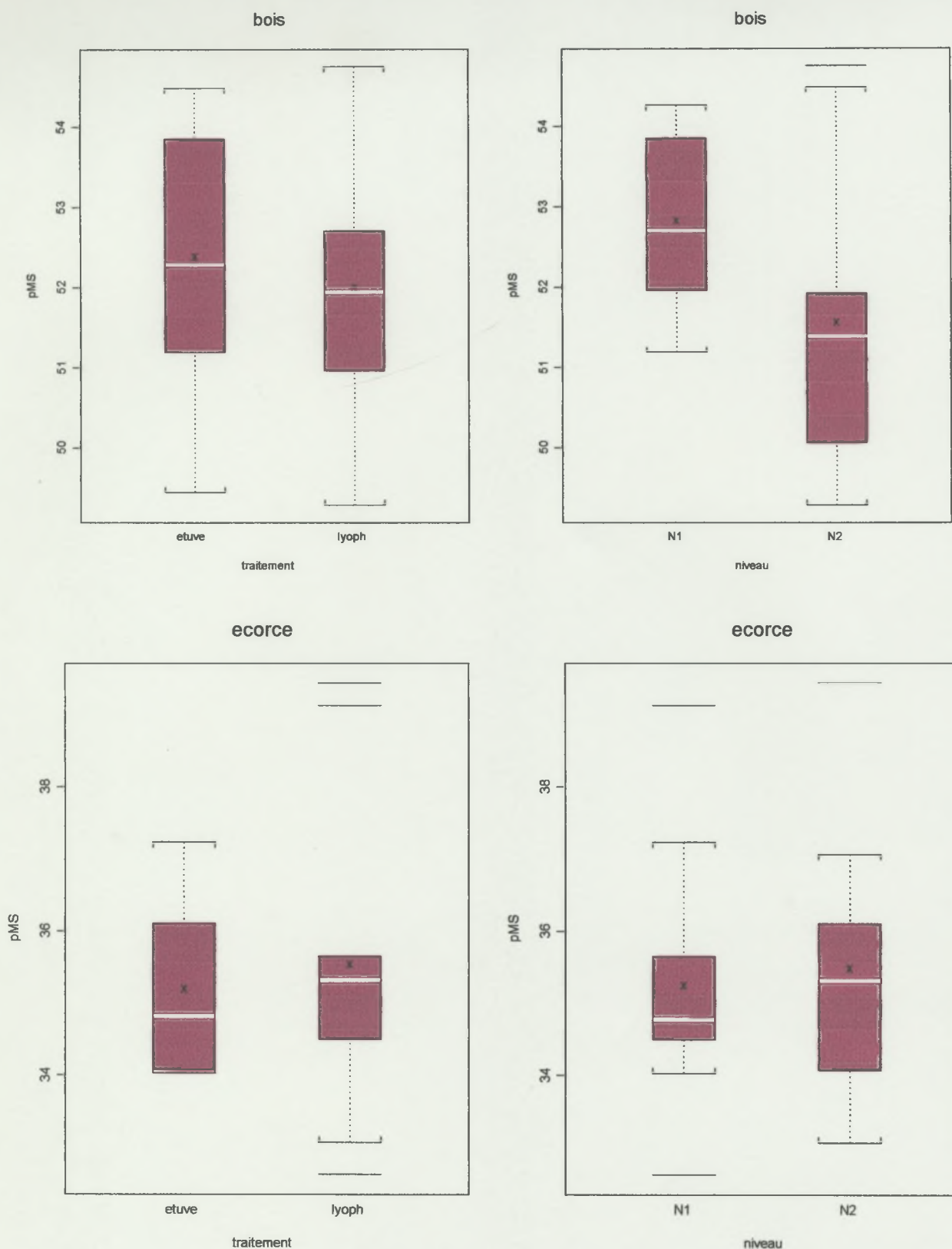
ANNEXE 2 : Comparaison entre les pourcentages de matière sèche de différents compartiments déterminés après séchage à l'étuve (Pourcentage de MS étuve) et après lyophilisation (Pourcentage de MS lyoph)





ANNEXE 3 : Teneur en matière sèche (pMS) en fonction de la méthode de séchage (traitement) et du type d'échantillon, en bas d'une branche (bois N1) ou en haut (bois N2)
 Le box délimite les premiers et troisièmes quartiles de la répartition de ces teneurs. La ligne blanche représente la médiane et la croix noire, au centre, la moyenne.

Type d'échantillon : C : carotte T : section



ANNEXE 4 : Teneur en matière sèche (pMS) de l'écorce et du bois en fonction de la méthode de séchage (traitement) et du type de bois échantillonné
 Le box délimite les premiers et troisièmes quartiles de la répartition de teneurs. La ligne blanche représente la médiane et la croix noire, au centre, la moyenne.

Soit le système à 3 équations et 3 inconnues (en bleu) suivant (voir p.31) :

$$(1) \quad R_s = R_c^2 + 2 R_c$$

$$(2) \quad \%MS_{(c)} = (\%MS_{\text{bois}} + R_c \cdot \%MS_{\text{écorce}}) / (1 + R_c)$$

$$(3) \quad \%MS_{(s)} = (\%MS_{\text{bois}} + R_s \cdot \%MS_{\text{écorce}}) / (1 + R_s)$$

Pour simplifier les écritures, on pose :

$$a = \%MS_{(c)}$$

$$x = R_s$$

$$b = \%MS_{\text{bois}}$$

$$y = R_c$$

$$c = \%MS_{\text{écorce}}$$

$$z = \%MS_{(s)}$$

le système devient alors :

$$(1) \quad x = y^2 + 2y$$

$$(2) \quad a = (b + y \cdot c) / (1 + y)$$

$$(3) \quad z = (b + x \cdot c) / (1 + x)$$

$$(2) \text{ équivaut à : } a(1+y) = b + y \cdot c$$

$$y(a-c) = b-a$$

$$y = (b-a) / (a-c)$$

de (1) et (3), on tire :

$$z = [b + c(y^2 + 2y)] / (1 + y^2 + 2y) \\ = [b + c(y^2 + 2y)] / (1 + y)^2$$

le système se résout alors par :

$$z = \frac{b + c[(b-a)^2 / (a-c)^2] + 2[(b-a) / (a-c)]}{\{1 + [(b-a) / (a-c)]\}^2}$$

en simplifiant haut et bas par $(a-c)^2$:

$$z = \frac{b(a-c)^2 + c[(b-a)^2 + 2(b-a)(a-c)]}{(a-c + b-a)^2}$$

$$= \frac{b(a-c)^2 + c(b-a)[b-a+2(a-c)]}{(b-c)^2}$$

$$= \frac{b(a-c)^2 + c(b-a)(a+b-2c)}{(b-c)^2}$$

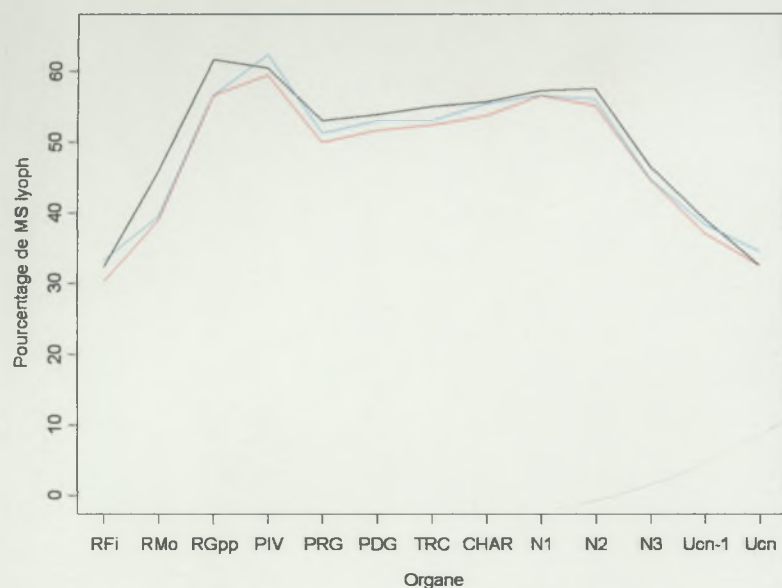
soit

$$\%MS_{(s)} =$$

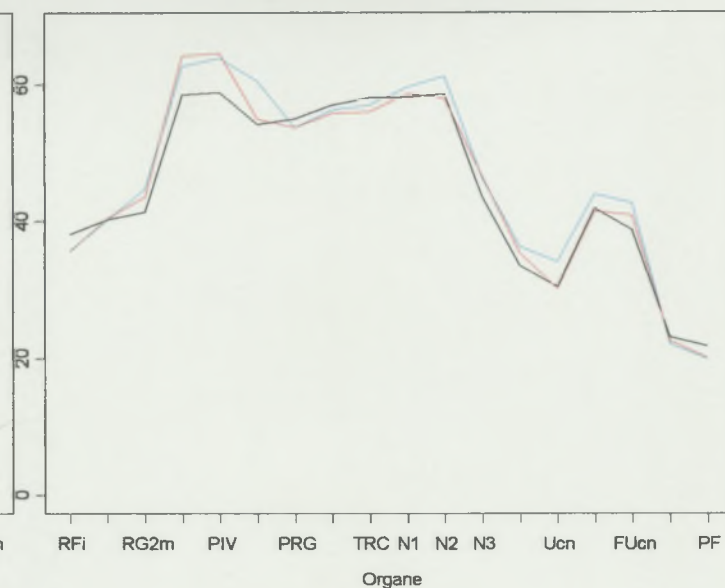
$$\frac{\%MS_{\text{bois}} (\%MS_{(c)} - \%MS_{\text{écorce}})^2 + \%MS_{\text{écorce}} (\%MS_{\text{bois}} - \%MS_{(c)}) (\%MS_{(c)} + \%MS_{\text{bois}} - 2 \%MS_{\text{écorce}})}{(\%MS_{\text{bois}} - \%MS_{\text{écorce}})^2}$$

ANNEXE 5 : Résolution du système d'équations aboutissant à l'expression analytique de la teneur en matière sèche de la section en fonction de celle de la carotte, du bois et de l'écorce

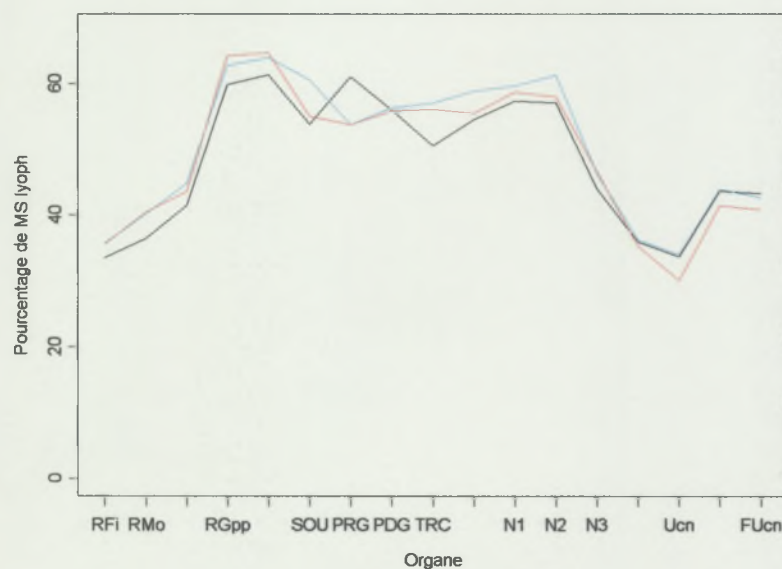
stade 1 : repos avant floraison



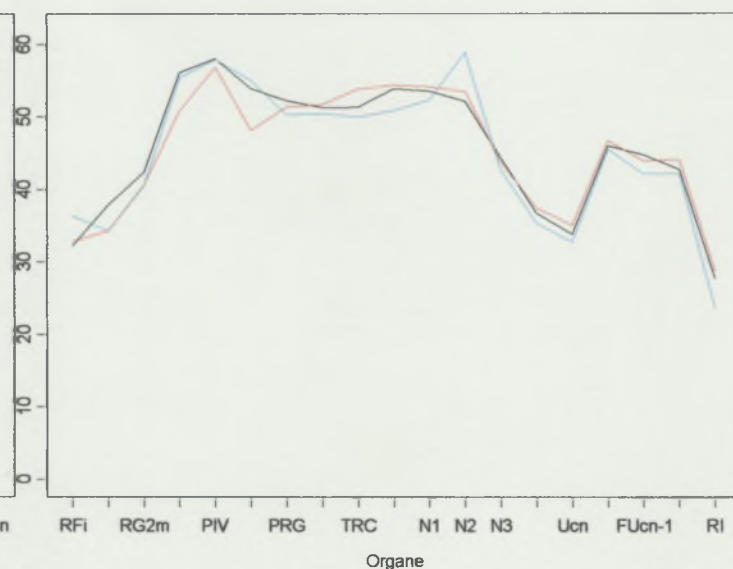
stade 2 : pleine floraison



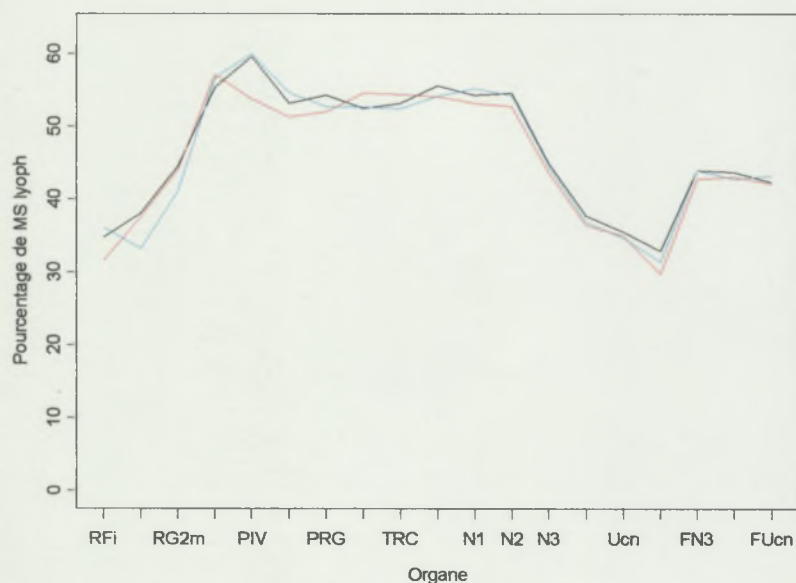
stade 3 : croissance de fruits



stade 4 : fin de récolte



stade 5 : flush végétatif



ANNEXE 6 : Variation des teneurs en matière sèche de différents compartiments après lyophilisation entre plants d'un même stade

L'axe des abscisses présente les compartiments des racines fines aux feuilles des Ucn.. Les inflorescences apparaissant en fin d'axe.

Seules les valeurs des compartiments à partir du niveau 1 sont les moyennes de plusieurs échantillons

	B10 A1	B10 A2	B10 B1	B10 B2	B9 A1	B9 A2	B9 B1	B9 B2	B9 B3
n(UC) en g									
veg	239	243	330	324	737	291	458	72	290
flo	769	678	55	204	1731	332	1035	145	405
fru	0	222	69	105	14	19	487	89	198
%UC tot									
veg	23,74	21,25	72,77	51,14	29,70	45,33	23,11	23,53	32,46
flo	76,26	59,33	12,09	32,20	69,75	51,65	52,29	47,37	45,35
fru	0,00	19,42	15,14	16,66	0,55	3,01	24,60	29,10	22,20
g FV/g UC	3,77	1,55	0,47	1,15	2,70	3,25	1,68	0,60	0,56
g fruits/cm ²	4	62	64	52	10	17	49	70	62

ANNEXE 7 : Effet de la fructification sur l'activité végétative de chaque sous-charpentièrre (stades croissance de fruits et flush végétatif)

m(UC) : masse sèche d'unité de croissance

%UC tot : proportion d'unité de croissance de chaque type dans la masse totale d'unité de croissance

g FV/g UC : masse sèche d'unité de pousse végétative produite par grammes d'unité de croissance

g fruits/cm² : masse sèche de fruit produite rapportée à la section de la sous-charpentièrre

Les cases vertes repèrent les sous-charpentièrres ayant très peu produit de fruits.

Relation	r^2	Probabilité du test	a estimé	b estimé
$\log(\text{Ucn-1})=f(\log(\text{bois}))$	0,8718	<0,001	-8,5454 ***	1,5565 ***
$\log(\text{Ucn})=f(\log(\text{bois}))$	0,9590	0	-6,5880 ***	1,3601 ***
$\log(\text{FUcn-1})=f(\log(\text{bois}))$	0,7477	<0,001	-4,8291 ***	1,2230 ***
$\log(\text{FUcn})=f(\log(\text{bois}))$	0,9091	<0,001	-2,5040 ***	1,0784 ***
$\log(\text{feuilles})=f(\log(\text{bois}))$	0,9077	<0,001	-2,1892 **	1,1084 ***
$\log(\text{biomasse})=f(\log(\text{bois}))$	0,9294	0	-2,4513 ***	1,1620 ***
$\log(\text{FN3})=f(\log(\text{N3}))$	0,7735	<0,001	-5,8180 ***	1,3788 ***
$\log(\text{FUcn-1})=f(\log(\text{Ucn-1}))$	0,9098	<0,001	1,8104 ***	0,8159 ***
$\log(\text{FUcn})=f(\log(\text{Ucn}))$	0,9349	0	2,7504 ***	0,7874 ***
$\log(\text{bois})=f(\log(\text{circonférence}))$	0,9441	<0,001	ns	2,8422 ***
$\log(\text{Ucn-1})=f(\log(\text{circonférence}))$	0,8899	<0,001	-5,3111 ***	3,2673 ***
$\log(\text{Ucn})=f(\log(\text{circonférence}))$	0,9029	<0,001	-6,8204 ***	3,6960 ***
$\log(\text{feuilles})=f(\log(\text{circonférence}))$	0,9008	<0,001	-2,1816 *	2,9646 ***
$\log(\text{FN3})=f(\log(\text{circonférence}))$	0,7633	<0,001	-4,5853 **	3,1833 ***
$\log(\text{FUcn-1})=f(\log(\text{circonférence}))$	0,8178	<0,001	-3,4529 **	2,9259 ***
$\log(\text{FUcn})=f(\log(\text{circonférence}))$	0,859	<0,001	-2,5312 *	2,8981 ***
$\log(\text{totbiomasse})=f(\log(\text{circonférence}))$	0,9491	<0,001	ns	2,8986 ***

Ces relations sont de la forme : $\log Y = a' + b \cdot \log X$

Les données prennent en compte les réitérations sauf pour les relations avec les circonférences.

Les résidus de ces différentes régressions sont distribués normalement.

biomasse = biomasse totale de la sous-charpentièrre sauf le bois de niveau 1 (N1)

totbiomasse = biomasse totale de la sous-charpentièrre

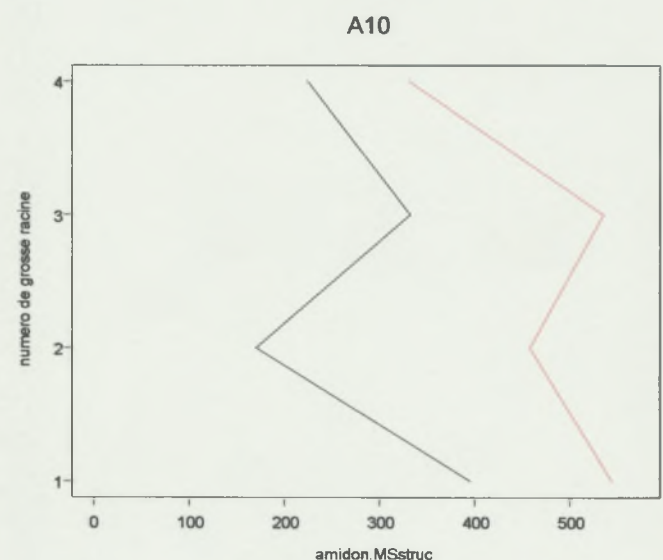
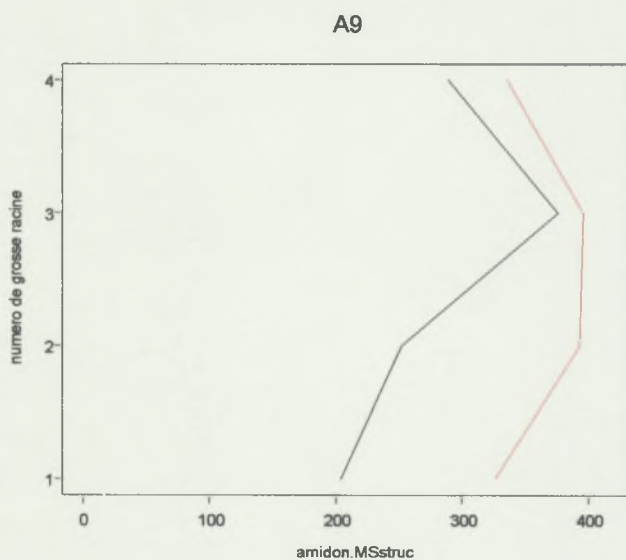
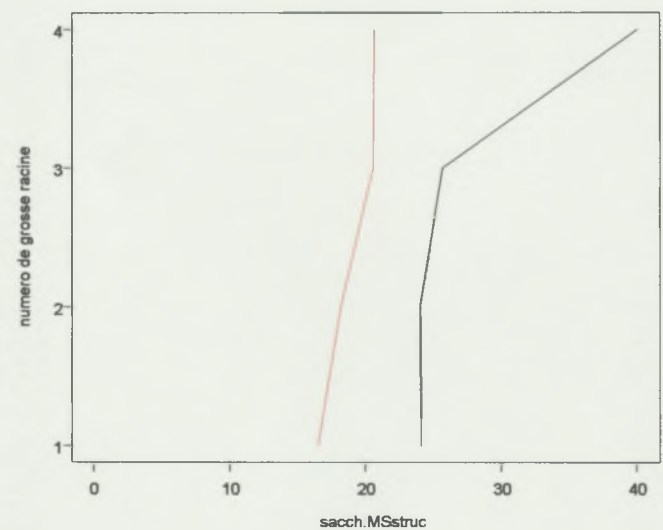
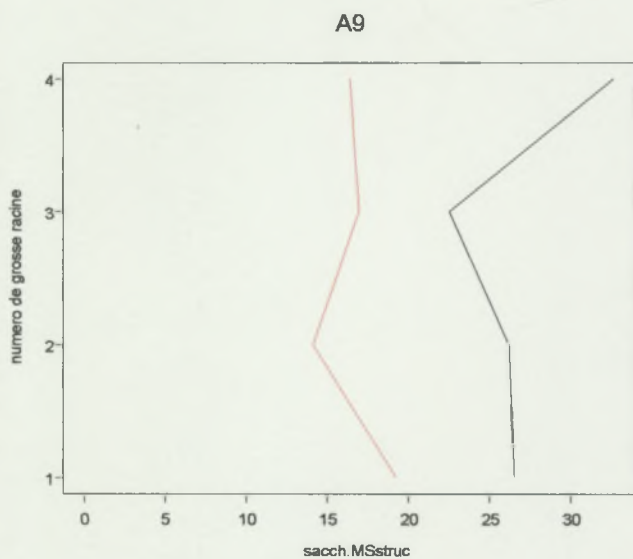
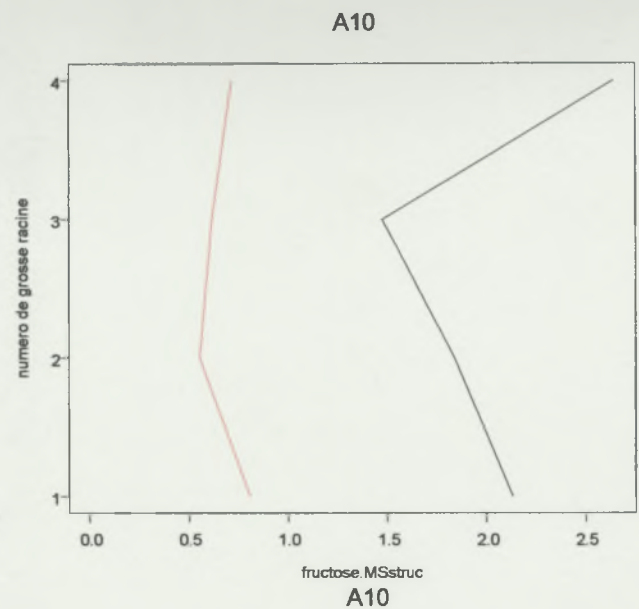
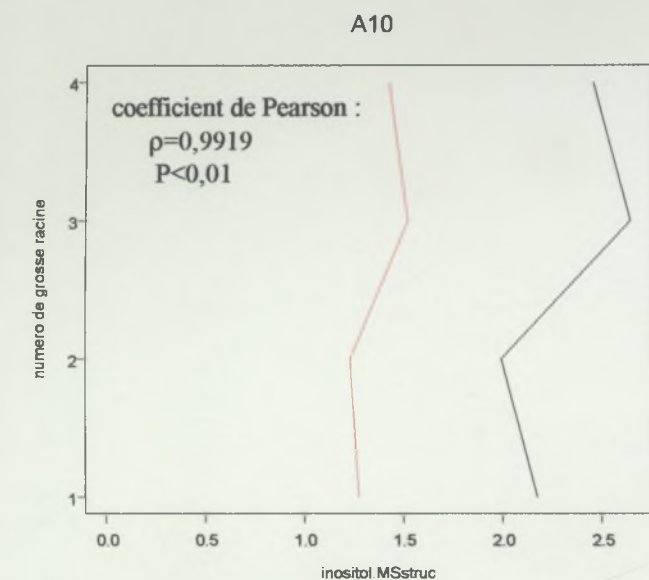
feuilles = masse de feuilles de tous types supportées par la sous-charpentièrre

ns : test non significatif

*** : test hautement significatif (seuil de 0,1%)

** : test très significatif (seuil de 1%)

ANNEXE 8 : Tests et paramètres des régressions linéaires établies entre la masse sèche des différents compartiments d'une sous-charpentièrre entre eux ou entre la masse sèche de ces compartiments et la circonférence à la base de la sous-charpentièrre



ANNEXE 9 : Variations des teneurs en sucres entre grosses racines d'un même arbre

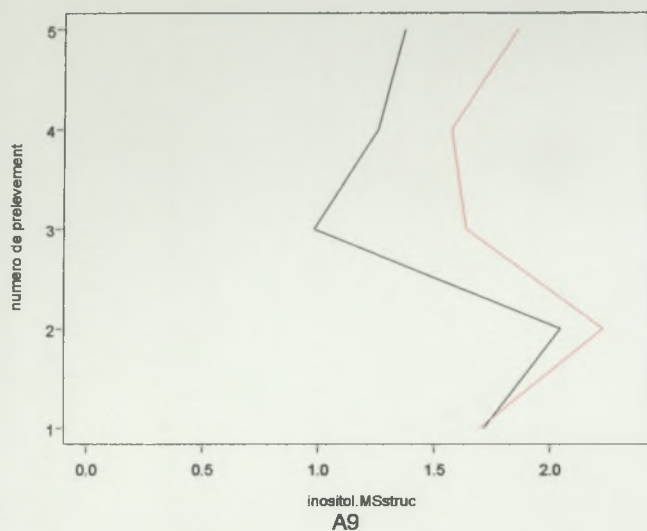
Seuls les sucres dont la variation des teneurs a la même allure sont représentés

en rouge : teneurs dans RGpp

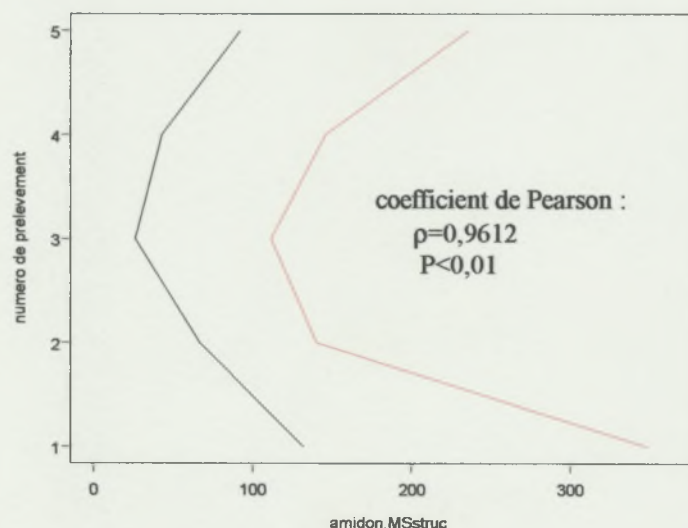
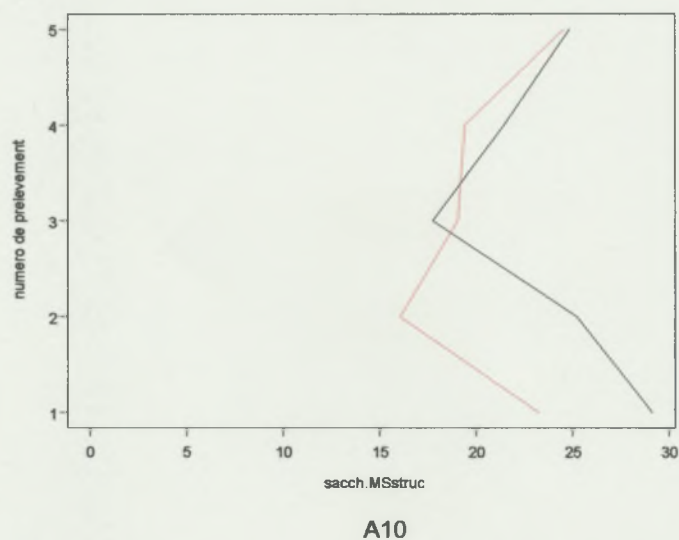
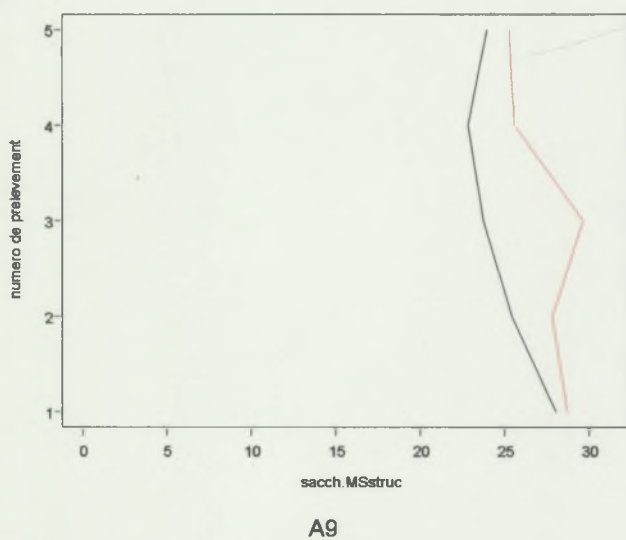
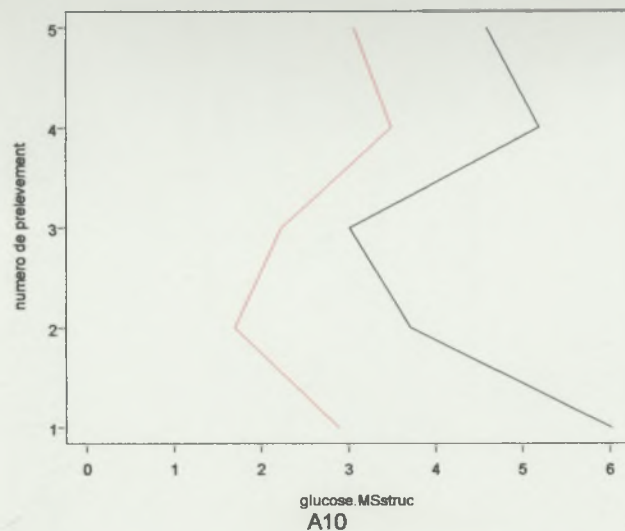
en noir : teneurs dans RG2m

Les coefficients de corrélation de Pearson ne sont indiqués que lorsqu'ils sont significatifs.

A10



A9



ANNEXE 10 : Variations des teneurs en sucres entre lieu de prélèvement autour d'un même arbre

Seuls les sucres dont la variation des teneurs a la même allure sont représentés. Un seul graphique est représenté pour l'inositol (variation similaire pour A9 et A10). De même glucose et fructose varient de la même façon chez A9.

en rouge : teneurs dans les racines moyennes (RMo) en noir : teneurs dans les racines fines (RFi)
 Les coefficients de corrélation de Pearson ne sont indiqués que lorsqu'ils sont significatifs.

Teneur en sucre	Facteur	F value	Pr(F)
inositol	Compartiment	19,34697	<0,01 ***
	Stade	1,15658	0,32
	Compartiment : Stade	1,29527	0,27
fructose	Compartiment	7,831117	<0,01 ***
	Stade	1,482671	0,24
	Compartiment : Stade	2,203795	0,04 *
glucose	Compartiment	10,69661	<0,01 ***
	Stade	2,13005	0,13
	Compartiment : Stade	3,55755	<0,01 **
log (saccharose)	Compartiment	18,90427	<0,01 ***
	Stade	31,54225	<0,01 ***
	Compartiment : Stade	2,76230	0,01 *
log (amidon)	Compartiment	99,30951	<0,01 ***
	Stade	1,75199	0,19
	Compartiment : Stade	3,305988	<0,01 **

ANNEXE 11 : Effet du stade et du compartiment sur les teneurs en sucres dans le système racinaire

La transformation logarithmique pour le saccharose et l'amidon permet de stabiliser la variance et d'obtenir une répartition correcte des résidus

* test significatif (seuil de 5%)

** test très significatif (seuil de 1%)

*** test hautement significatif (seuil de 0,1%)

	inositol	glucose	fructose	saccharose	amidon
stade 1	25,85	52,32	58,68	23,72	49,24
stade 2	30,26	67,91	73,61	26,85	47,85
stade 3	22,07	77,03	60,76	10,90	52,71
moyenne	26,06	65,75	64,35	20,49	49,93

ANNEXE 10 : Coefficients de variations des teneurs en sucres entre les différents compartiments racinaires (en %) mesurés à trois stades phénologiques

Coefficient de variation = écart-type * 100 / moyenne

Stade 1 : repos avant floraison

Stade 2 : pleine floraison

Stade 3 : croissance de fruit